Biologisches Centralblatt.

1911.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung

von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professoren in München,

herausgegeben

von

Dr. J. Rosenthal,
Professor der Physiologie in Erlangen.

Einunddreissigster Band.

1911.

Mit 171 Abbildungen und Tafel I/II.

Leipzig.
Verlag von Georg Thieme.
1911.

415

K. B. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Inhaltsübersicht

des

einunddreissigsten Bandes.

O = Original; *R* = Referat.

Seite

Abderhalden, Emil. Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden. *R* 624
An unsere verehrten Leser und Mitarbeiter 753
Arrhenius, Svante. Das Schicksal der Planeten. *R* 751
Artom, Cesare. La sistematica del genere *Artemia* in relazione col numero dei cromosomi delle cellule sessuali e in relazione col numero e colla grandezza delle cellule somatiche. *O* 104
Baur, Erwin. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. *R* . . 543
Bertel, Rud. Ein einfacher Apparat zur Wasserentnahme aus beliebigen Meerestiefen für bakteriologische Untersuchungen. *O* 58
Blochmann, F. und Husen, Ebba v. Ist der Pecten des Vogelauges ein Sinnesorgan? *O* 150
Boveri, Th. Anton Dohrn. *R* 192
Branca, W. Meine Antwort auf Pater Wasmann's Erklärung. *O* 712
Bresslau, E. und Ziegler, H. E. Zoologisches Wörterbuch. *R* 779
Brunnthaler, Josef. Zur Phylogenie der Algen. *O* 225
Bütschli, O. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. *R* 156
Buytendijk, F. J. J. Über die Farbe der Tarbutten nach Exstirpation der Augen. *O* 593
— Über den Gaswechsel der Schmetterlingspuppen. *O* 643
Candolle, Alphonse de. Zur Geschichte der Wissenschaften und der Gelehrten seit zwei Jahrhunderten nebst anderen Studien über wissenschaftliche Gegenstände, insbesondere über Vererbung und Selektion beim Menschen. *R* 416
Capparelli, Andr. Die Hygromipisie, die Immunitätsreaktion und Serodiagnostik. *O* 605
Czapek, Friedrich. Über eine Methode zur direkten Bestimmung der Oberflächenspannung der Plasmahaut von Pflanzenzellen. *R* 542
Doflein, J. Über den Geruchssinn bei Wassertieren. *O* 706

Seite

Ehrlich, Paul; Krause, Rud.; Mosse, Max; Rosin, Heinrich und † Weigert, Karl. Enzyklopädie der mikroskopischen Technik. *R* 63

Emery, Carlos. Beobachtungen und Versuche an *Polyergus rufescens*. *O* 625

Epstein, Beiträge zur Kenntnis von *Pleistophora periplanetae* (Lutz und Splendore). *O* 676

Erhard, H. Glykogen in Nervenzellen. *O* 472

Escherich, K. Zwei Beiträge zum Kapitel „Ameisen und Pflanzen" (vgl. auch Wasmann). *O* 44

Ferrant, V. Die schädlichen Insekten der Land- und Forstwirtschaft, ihre Lebensweise und Bekämpfung. *R* 320

Franz, Victor. Was ist ein „höherer Organismus"? *O* 1. 33

— Über das Kleinhirn in der vergleichenden Anatomie. *O* 434

Frisch, Karl v. Über den Einfluss der Temperatur auf die schwarzen Pigmentzellen der Fischhaut. *O* 236

— Die Pigmentzellen der Fischhaut. *R* 412

Giglio-Tos, Ermanno. Les dernières expériences du Prof. de Vries et l'éclatante confirmation de mes lois rationnelles de l'hybridisme. *O* . 417

Goldschmidt, R. Einführung in die Vererbungswissenschaft. *R* 754

Greppin, L. Naturwissenschaftliche Betrachtungen über die geistigen Fähigkeiten des Menschen und der Tiere. *O* 331. 365

Groß, J. Über Vererbung und Artbildung. *O* 162. 193

Hadzi, J. Über die Symbiose von Xanthellen und *Haleeium ophiodes*. *O* 85

— Bemerkungen über die Knospenbildung von *Hydra*. *O* 108

Haecker, Valentin. Allgemeine Vererbungslehre. *R* 654

Hertwig, Oscar. Die Elemente der Entwickelungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. *R* 157

Höber, Rudolf. Martin H. Fischer's Lehre von der Bindung des Wassers in den Zellen. *O* 575

Hoernes, R. Das Aussterben der Arten und Gattungen. *O* 353. 385

Iwanoff, E. Die Fruchtbarkeit der Hybriden des *Bos taurus* und des *Bison americanus*. *O* 21

— Zur Frage der Fruchtbarkeit der Hybride des Hauspferdes: der Zebroiden und der Hybride vom Pferde und *Equus Przewalskii*. *O* 24

Janicki, C. Zur Kenntnis des Parabasalapparats bei parasitischen Flagellaten. *O* 321

Jordan, H. Die Wirkungsweise der Mundwerkzeuge bei den Seidenraupen. *O* 111

— Die Lebenserscheinungen und der naturphilosophische Monismus. *R* . 682

Koch, Wilhelm. Über die Geschlechtsbildung und den Gonochorismus von *Hydra fusca*. *O* 11

— Über die geschlechtliche Differenzierung und den Gonochorismus von *Hydra fusca*. *O* 545

Kohlbrugge, J. H. F. Kultur und Gehirn. *O* 248. 309

Kolle, W. und Hetsch, H. Die experimentelle Bakteriologie und die Infektionskrankheiten mit besonderer Berücksichtigung der Immunitätslehre. *R* 777

Kowalewsky, S. Der geschlechtsbestimmende Faktor bei Tieren. *O* . . 580

Krausse, Anton Hermann. *Euborellia moesta* Gené, ein Dermapteron, als Räuber von Ameisenlarven auf Sardinien. *O* 124

Seite

Kronecker, H. Das Wesen der Bergkrankheit und ein seltener Fall derselben. *O* 771

Kruse, Walther. Allgemeine Mikrobiologie. *R* 159

Kuschakewitsch, Sergius. Über die Entwickelung der Spermien bei *Conus mediterraneus* Brug und *Vermetus gigas* Biv. *O* 530

Leche, Wilh. (Stockholm). Der Mensch, sein Ursprung und seine Entwickelung. *R* 192

Liebermann, Paul v. Beiträge zur Physiologie der Sekretionsvorgänge. *O* 458. 500

Liesegang, Raphael Ed. Die Stützen der Bütschli'schen Gel-Theorie. *R* 445

Lubosch, Wilh. Was lehrt die Phylogenese der Gelenke für die Beurteilung des Kaugelenkes der Säugetiere? *O* 738

Miehe, H. Über den Okzipitalfleck von *Haplochilus panchax*. *O* . . . 732

— Über die javanische *Myrmecodia* und die Beziehung zu ihren Ameisen. *O* 733

Monteverde, N. und Lubimenko, W. Untersuchungen über die Chlorophyllbildung bei den Pflanzen. *O* 449. 481

Moroff, Theodor. Über die Entwickelung des Facettenauges der Crustaceen. *O* 144

Nathansohn, A. Der Stoffwechsel der Pflanzen. *R* 61

Nekrassoff, Zur Frage über die Beziehungen zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, auf Grund von Beobachtungen an Hydromedusen. *O* 759

Němec, B. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. *R* 539

Papanicolau, Georg. Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden. *O* 81

Pincussohn, Ludwig. Über fermentative Eigenschaften des Blutes und der Gewebe. *O* 608

Polimanti, Osw. Über eine beim Phototropismus des *Lasius niger* L. beobachtete Eigentümlichkeit. *O* 222

Pringsheim, Hans. Die Bedeutung stickstoffbindender Bakterien. *O* . . 65

Prowazek, S. v. Pathologie und Artbildung. *O* 475

Przibram, Hans. Experimentalzoologie. *R* 346

Reichensperger, A. Beobachtungen an Ameisen. *O* 596

Richter, Oswald. Die Ernährung der Algen. *R* 316

Ramsay, Sir William. Vergangenes und Künftiges aus der Chemie. *R* 416

Romeis, B. Zur Frage der Schlafstellungen der Fische. *O* 183

Rosenthal, J. Die Enzyme und ihre Wirkung. *O* 185. 214

Russo, A. A reply to a note of W. E. Castle entitled „Russo on sex-determination and artificial modification of the Mendelian ratios". *O* . . 29

— Über den verschiedenen Metabolismus der Kanincheneier und über ihren Wert für das Geschlechtsproblem. *O* 51

— Über den verschiedenen Typus von Metabolismus bei den embryonischen Eiern des Kaninchens. *O* 177

Schmid, Bastian. Ein Versuch über die Wärmeempfindlichkeit von *Zoea*-Larven. *O* 538

— Über den Heliotropismus von *Cereactis aurantiaca*. *O* 538

Schmidt, H. (Jena). Wörterbuch der Biologie. *R* 778

Seite

Schwann, Th. Mikroskopische Untersuchung über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. *R* . . 384
Šećerov, Slavko. Zur Kritik der Entelechielehre von H. Driesch. *O* . 114
Selenka, Leonore und Blankenhorn, Max. Die Pithecanthropusschichten auf Java. *R* 318
Sjöstedt, Yngve. Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen zoologischen Expedition nach dem Kilimandjaro, dem Meru und den umgebenden Massaisteppen Deutsch-Ostafrikas 1905—1906. *R* 752
Stomps, Theo J. Kernteilung und Synapsis bei *Spinacia oleracea*. *O* . . 257
Strassen, Zur. Brehm's Tierleben. *R* 687
Uhlenhuth, Eduard. Zur Untersuchung des Farbensinnes. *R* 767
Ulehla, Vladimír. Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung. *O* 645. 657. 689. 721
Vries, Hugo de. Über doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis* L. und *O. muricata* L. *O* 97
Wasmann, E., S. J. Erklärung. *O* 320
— K. Escherich, Termitenleben auf Ceylon. *O* 294. 425
Weichardt, Wolfgang. Jahresbericht über die Ergebnisse der Immunitätsforschung. *R* 63
Werner, F. Über die Schlafstellungen der Fische. *O* 41
Witschi, Emil. Über das Eindringen des Schwanzfadens bei der Befruchtung von Seeigeleiern. *O* 498
Woltereck, R. Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. *R* . . 708
Zeijlstra, Fzn. H. H. *Oenothera nanella* de Vries, eine krankhafte Pflanzenart. *O* 129

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen. Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. **1. Januar 1911.** **№ 1.**

Inhalt: Franz, Was ist ein höherer Organismus? — Iwanoff, Die Fruchtbarkeit der Hybriden des *Bos taurus* und des *Bison americanus*. — Iwanoff, Zur Frage der Fruchtbarkeit der Hybriden des Hauspferdes: der Zebroiden und der Hybride vom Pferde und *Equus Przewalskii*. — Russo, A reply to a note of W. E. Castle entitled „Russo on sex-determination and artificial modification of the Mendelian ratios".

Was ist ein „höherer Organismus"?

Von Victor Franz, Frankfurt a./M.

Einleitung. Problemstellung.

Von Tag zu Tag stoßen wir im Sprachgebrauche und in der Denkweise der Biologie auf derartige Begriffe wie „Organisationshöhe", „Vollkommenheit", „Vervollkommnung", „höhere" und „niedere Wesen", und es ist eine uns allen von Jugend auf gelehrte und fast nie bestrittene Ansicht, dass die verschiedenen Tiere und Pflanzen verschieden hoch entwickelt seien und dass die höchste Stufe der organischen Entwickelung wir Menschen einnähmen. Diese Lehre, dieser Glaube zieht sich im wesentlichen unverändert durch die ganze biologische Forschung aller Zeiten seit Aristoteles, und niemals ist jene Abstufung im Organismenreiche anders aufgefasst worden, denn als etwas wirklich objektiv Vorhandenes, und der Hauptsache nach über allen Zweifeln Erhabenes.

Wenn diese Auffassung aber der Wirklichkeit entspräche, dann wäre diese Tatsache doch höchst merkwürdig, denn dass unter den unzählig vielen Arten von lebenden Wesen ausgemacht wir Menschen die ausgezeichnete, die glücklichste, die in irgend einer Weise beste, vollkommenste oder höchst entwickelte wären, das ist doch bei vorurteilsfreier Betrachtung zunächst außerordentlich unwahr-

scheinlich, und viel wahrscheinlicher ist es, dass unsere Betrachtungen eben nicht vorurteilsfrei sind, solange wir dem Menschen die höchste Stelle einräumen. Wir werden im folgenden zeigen, dass der Glaube an die Gipfelstellung des Menschen eine unbewusst präjudizierte Idee ist und dass nur ihr zuliebe die Stufenfolge der Organismen oder Organismengruppen zu allen Zeiten konstruiert wurde, und, wenn auch mit den verschiedensten Modifikationen und Einschränkungen immer noch aufrecht erhalten wird. Es enthalten also die bisherigen biologischen Vorstellungen ein präjudiziertes Moment, welches lediglich auf subjektiven, unbestimmten Vorstellungen beruht und sich in die Wissenschaft eingeschlichen und tiefe Wurzeln geschlagen hat, obwohl es nicht wissenschaftlich erweisbar ist. Ja, wenn man die Eigenschaften, durch welche der Mensch sich von der Mehrheit oder dem Durchschnitt der Lebewesen unterscheidet, als Kennzeichen einer erheblichen Organisationshöhe oder Vollkommenheit betrachtet, dann allerdings ergibt sich als Resultat die bekannte Stufenfolge „von der Amöbe bis herauf zum Menschen“. Das ist, wie wir im folgenden sehen werden, erweisbar, damit wird aber auch zugleich die Wirklichkeit jener Stufenfolge erwiesen und dargetan, dass sie nichts dem Reiche des Lebenden Immanentes ist. Sie kommt nur dadurch zustande, dass man den Menschen als Maßstab der Organismen betrachtet; sie ist also lediglich eine anthropozentrische Konstruktion.

Wenn jeder hiervon überzeugt wäre, wenn man die Stufenfolge nur als konventionell hinnähme, selbst wenn man sie als eine Art künstlerischer Formulierung unserer wissenschaftlichen Anschauung bezeichnete, so würde dagegen nichts einzuwenden sein. Aber ich mache immer wieder die Erfahrung, dass fast alle die Biologen, die die falschen Vorurteile schon überwunden zu haben glauben, hierin nicht weit genug gehen und nur ganz verschwindend wenige — ich selber wüsste höchstens drei Namen zu nennen — die vollständige Gegenstandslosigkeit aller unserer Urteile über hoch und niedrig im Organismenreiche klar erkannt haben. Nur für den wäre die Kritik dieser Begriffe bedeutungslos, welcher diese Begriffe selbst nicht anwendet. Und tatsächlich gibt es keine würdigere Aufgabe für den Biologen als die, die verschiedenen Organismen voraussetzungslos zu erforschen und jeden in seiner Eigenart verstehen zu wollen. Aber kehrt nicht heute alltäglich die Meinung wieder, dass dies kaum möglich sei, sondern die Kenntnis „niederer Tiere“ uns erst das Verständnis der „höheren“ erschlösse? Mir scheint, jeder, der die Worte „höher“ und „nieder“ in der Biologie anwendet, hat sich genaueste Rechenschaft über den Sinn derselben zu geben. Und das wollen wir im folgenden versuchen.

Ich habe Ähnliches schon in einer 1907 erschienenen Broschüre ausgeführt. In den seither verstrichenen 3½ Jahren sind aber meine Ideen hierüber viel klarer,

ihre Begründungen umfassender und die Folgerungen und Forderungen schärfer geworden, so dass es mir nötig schien, den Gegenstand einmal aufs Neue zu behandeln.

Ich muss davon ausgehen, dass es eine anerkannte Stufenfolge der Organismenformen gibt; eine Stufenfolge nicht in dem Sinne, dass man sich eine einreihige Stufenleiter der Tiere oder Pflanzen vorstellte, sondern vielmehr auch oftmals eine Anzahl Formen auf etwa gleiche Höhe gestellt werden: eine anerkannte nicht in dem Sinne, dass die Vorstellungen darüber sehr bestimmte wären und nie eine Meinungsverschiedenheit über die Stellnng dieses oder jenes Organismus bestünde, sondern dass nur über gewisse Grundzüge der Stufenfolge Einstimmigkeit herrscht und über den Grundgedanken, dass eine Anordnung der Organismen in aufsteigender Reihe überhaupt möglich sei. Die Grundzüge der „anerkannten Stufenfolge“, wie ich es in dieser Arbeit kurz nennen will, sind etwa folgende: Auf äußerst niedriger Stufe stehen bei den Pflanzen die Bakterien, Myxomyceten, Algen und Pilze. Die höheren Stufen werden der Reihe nach durch die vier Klassen der Moose, Farne, Gymnospermen und Angiospermen gebildet. Im Tierreiche bilden die Protozoen die niederste Stufe, Spongien, Coelenteraten sind schon höhere Stufen, auf welche dann, etwa auf einer Höhe stehend, Echinodermen und Würmer folgen. Arthropoden, Mollusken und vielleicht Tunicaten bilden wieder eine höhere Stufe, die höchste Stellung haben aber die Vertebraten inne. Im Durchschnitt sind die Tiere über die Pflanzen zu stellen. Was einige Einzelheiten betrifft — auf alle Einzelheiten will ich hier nicht eingehen — so gilt die Amöbe — wir müssten richtiger sagen die Amöben — als niederstes Protozoon; innerhalb der Wirbeltiere ist die Stufenfolge: Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel, Säuger; innerhalb der Säuger nimmt der Mensch die höchste Stellung ein, er ist das vollkommenste aller Wesen. Die Stufenfolge bringt nach der Meinung derer, die sie anerkennen, nicht nur eine wirklich vorhandene Abstufung zum Ausdruck, sondern sie besagt auch, dass der höhere Organismus eine größere Vollkommenheit aufweise, der niedere aber unvollkommener organisiert sei.

Entgegen diesen verbreiteten Meinungen wollen wir im folgenden zeigen, dass der vermeintlich höhere Organismus weder vollkommener ist als der vermeintlich niedere, noch grundsätzlich durch Zutaten oder Differenzierungen vor ihm in höherem Grade sich auszeichnet als der niedere vor dem höheren; dass die anerkannten Stufen in letzter Linie nichts anderes sind als Grade der Ähnlichkeit mit dem Menschen, also keine immanenten Eigenschaften der Organismen; dass ferner die stete Verkennung dieser Tatsache nicht nur eine falsche Vorstellung vom ganzen Organismenreiche gibt, sondern sogar viele neue Vorstellungen zur Folge hat;

weshalb es denn das beste ist, die irreführenden Ausdrücke „höher“ oder „niedriger“ organisiert, „vollkommener“ oder „unvollkommener“ u. s. w. im biologischen Sprachgebrauche fortan ganz zu vermeiden.

Gebrauchsweise der Termini: Höhe, Vollkommenheit; Kritik.

1. Ohne Definition. Auch ohne die ganze ältere biologische Literatur daraufhin durchzugehen — was mir im Augenblick nicht angebracht erscheint — sehen wir, dass die Begriffe der „Höhe“ oder „Vollkommenheit“ zunächst ohne bestimmte Definition verwendet wurden. Linné, der erste, der den Menschen in das System der Organismen einreihte, stellte ihn an die Spitze des Systems und bezeichnete den *Homo sapiens* als „creatorum operum perfectissimum et summum“ [1]). Es dürfte auch für Linné klar gewesen sein, dass dies in naturwissenschaftlicher Hinsicht eine willkürliche Anordnung war und dass es nur konventionelle Bedeutung haben kann, wenn man ihm hierin folgt. Aber offenbar ist auch das ganze Linné'sche System der Tiere und nicht minder das heute gebräuchliche, soviel es auch modifiziert und von einzelnen verschieden aufgestellt wird, im ganzen derartig angeordnet, dass am einen Ende die dem Menschen näher verwandten Tiere — Säuger, Warmblüter, Wirbeltiere — stehen, am anderen Ende die, welche dem Menschen am unähnlichsten sind. Ob auch eine andere Anordnung berechtigt wäre, darüber dürfte sich Linné kaum Gedanken gemacht haben, übernahm er doch die von ihm gewählte Anordnung der bereits seit altersher zum Gemeingut der Forscher gewordenen Anschauungsweise. Er sowie seine Zeitgenossen und Nachfolger glaubten zweifellos in der gewählten Reihenfolge eine wirkliche Stufenfolge zu sehen, die ihnen, ohne dass sie sich darüber klar geworden wären, bald als eine Abstufung vom Einfacheren zum Komplizierteren, bald als eine nicht näher definierte Vervollkommnung erschien. Bei Cuvier lesen wir z. B., nachdem er die vier von ihm aufgestellten großen „Abteilungen“ oder „Verästungen“ (embranchements) des Tierreiches, die „Typen“ Blainvilles, charakterisiert hat [2]): „Wir müssen jedoch bemerken, dass, wenn wir die Namen und Merkmale dieser vier Verästungen der Reihe nach angeführt haben, wir damit nicht geradezu den Vorrang der einen vor der anderen bestimmen wollten. Denn obgleich die Wirbeltiere im allgemeinen vollkommener organisiert sind als die übrigen, so könnte es doch vielleicht scheinen, als ob die Amocoetes unter dem Calmar stünden;

1) Linné, System naturae, Tom. I, Edit. XIII, Vindobonnae MDCCLXVII, S. 12. Sperrungen in den Zitaten in dieser Arbeit rühren von mir her.

2) G. Cuvier: Vorlesungen über vergleichende Anatomie, gesammelt und herausgegeben von Dumril und Duvernoy. 2. Aufl, übersetzt von Duvernoy, Stuttgart 1839, I. Teil, S. 48.

und obgleich die einfachsten unter den Tieren der Abteilung der Zoophyten angehören, so möchten wir darum nicht behaupten, dass die Seeigel oder Seeblasen (*Holothuria*) dem Regenwurm oder dem Blutegel in jeder Hinsicht untergeordnet seien; noch weniger möchten wir den Krebs unter die Auster und über den Calmar stellen; kurz es laufen die Abteilungen der Mollusken wenigstens und der gegliederten Tiere einander einigermaßen parallel, sodass die ersten Glieder dieser beiden Reihen in Beziehung auf Vollkommenheit wohl miteinander verglichen werden können.“

Gerade bei Cuvier spielt übrigens das Höhere und Niedere eine relativ geringe Rolle. Der Mann, der die Typentheorie begründete, der die einreihige Stufenleiter mit den besten Gründen bekämpfte, er haftet in den oben zitierten Worten nur an den Vorstellungen seiner Zeit, im übrigen aber ergeht er sich nicht in Betrachtungen über die Stellung der Organismen zueinander; vielmehr wird Cuvier in hohem Grade der Aufgabe gerecht, jeden Organismus in seiner Eigenart voll zu würdigen, und dies ist ein wesentlicher Grundzug seiner vergleichenden Anatomie. Nicht gegen Cuvier also schreiben wir, sondern gegen die Denkweise, aus welcher heraus jene Worte geflossen sind, gegen die Denkweise, welche damals im Schwange war, von welcher selbst Cuvier sich nicht ganz los machte und welche sich heutzutage wohl in noch höherem Grade bemerkbar macht als in vordeszendenztheoretischer Zeit.

Es wurde offenbar allgemein vergessen, dass die übrige Anordnung Willkür oder Konvention ist, sie wurde beibehalten bis in die heutige Zeit.

2. Höher = vollkommener. Ist der „höhere“ Organismus vollkommener als der „niedere“? Wir werden leicht nachweisen können, dass der „höhere“ Organismus nicht in irgendeiner Weise vollkommener, günstiger, besser, zweckmäßiger, in höherem Grade angepasst, lebensfähiger ist als der „niedere“. „Die Annahme, dass der Mensch vollkommener sei als die Amöbe, bleibt immer eine willkürliche, für welche die Wirklichkeit keine Berechtigung hat, und wenn wir die Entwickelung eine Vervollkommnung nennen, so ist das nichts weiter als eine Konvention“, so sagt meines Wissens zum ersten Male Verworn in seiner allgemeinen Physiologie[3]). In ähnlicher Weise äußert sich Heinrich Rickert in seinem Buche: Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Tübingen und Leipzig 1902, S. 616—620: „Vervollkommnung ist ein teleologischer Begriff, von ihm bleibt also im Lichte der Selektionstheorie bloß Veränderung. Die Gleichsetzung des durch natürliche Auslese Angepassten mit dem Vollkommenen be-

3) M. Verworn: Allgemeine Physiologie (III. Aufl., Jena 1901, S. 333).

ruht auf Verwechslung von Daseinserhaltung und Werterhaltung und ist daher unter naturwissenschaftlichen Gesichtspunkten ganz zu verwerfen“ ... „Die Täuschung, die uns hier gefangen hält, beruht darauf, dass wir uns nicht dazu entschließen können, bei gewissen organischen Gebilden von den Werten, die wir mit ihrem Dasein zu verknüpfen gewohnt sind, zu abstrahieren“ ... „So konnte es geschehen, dass das Prinzip der Auslese zum Prinzip des Fortschritts wurde“ ... „Es gibt für eine konsequente Naturwissenschaft überhaupt keine „höheren“ und „niederen“ Organismen, wenn das heißen soll, dass die einen mehr Wert als die anderen haben. Höher und nieder kann höchstens soviel wie mehr oder weniger differenziert bedeuten, und der Differenzierungsprozess hat als solcher mit Vervollkommnung und Wertsteigerung ebenfalls noch nichts zu tun. Erstens schätzen wir oft das Einfache mehr als das Zusammengesetzte, und zweitens gewinnt der Differenzierte nur als das Leistungsfähige, d. h. als Mittel für einen Zweck Bedeutung, und es daher Wert nur, wenn der Wert dieses Zweckes schon vorher feststeht. Es beruht also jeder Glaube an einen „natürlichen Fortschritt und an „natürliche Werte“ auf einem Anthropomorphismus, der vom naturwissenschaftlichen Standpunkte aus ganz unberechtigt ist“ ... An dieser Stelle verweist Rickert auch auf Karl Ernst v. Baer, welcher gelegentlich die Frage, ob die Vögel oder die Säuger höher stehen, erörtert und sie nicht entscheidet.

An Stelle einer so klaren Auffassung, wie wir sie eben von Verworn und Rickert kennen lernten, ist heute vielmehr immer noch eine andere herrschend, nämlich die, dass durch die Selektion eine größere Zweckmäßigkeit, eine Vervollkommnung, ein Fortschritt erzielt wird (siehe z. B. Plate, Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Ein Handbuch des Darwinismus. III. Aufl., Leipzig 1908, S. 11 und 464). Auch im täglichen Sprachgebrauch, beispielsweise auch in dem von Naegeli geprägten Wort „Vervollkommnungsprinzip“, in der vielfach angenommenen, dem Organismus innewohnenden Tendenz zum (phylogenetischen) Fortschritt kommt es zum deutlichen Ausdruck, dass die Vorstellung einer vollkommeneren, besseren Organisation und Anpassung der „höheren“ Tiere noch vielfach herrscht.

Die beste Widerlegung dieser Vorstellung liegt wohl in einer kurzen Analyse des Begriffes der Vollkommenheit. Wir kennen denselben zunächst nur aus dem Leben des Menschen, und hier hat er volle Berechtigung, weil es im menschlichen Innenleben das Streben, den Willen gibt, und das Gewollte, das, wonach wir streben, nennen wir, gleichviel ob wir es erreichen oder nicht, das Vollkommene oder auch das Höhere. Niedere und höhere Menschenrassen gibt es wirklich insoweit, als die niedere nicht nur in unseren,

sondern auch in ihren eigenen Augen weniger gut dasteht und die Überlegenheit der höheren einsieht und ihren Zustand anstrebt (z. B. sich Kulturwaffen aneignet). Aber das Streben irgendeiner Tierart wird sich nie darauf erstrecken, einer anderen gleich zu sein, sondern höchstens darauf, die spezifische Lebensart zu erhalten. Also ist höchstens der Organismus unvollkommen zu nennen, der vermöge seiner Organisation geringere Lebenschancen hat als seine Artgenossen, also z. B. alle pathologischen Fälle. Dagegen gibt es im Verhältnis der dauerfähigen Arten oder größeren Gruppen gegeneinander keine Vollkommenheitsstufen. Solche dennoch anzunehmen, wird man bloß auf folgende Weise verleitet: entweder man denkt etwa, das Leben eines Säugetieres erscheint uns, weil es dem unserigen ähnlicher ist, sozusagen lebenswerter als das eines Fisches; oder man macht eine komplizierte Reihe von Schlüssen: der erwachsene Zustand erscheint — weil er vom Individuum angestrebt wird — mit einigem Rechte als vollkommener denn der kindliche; mithin erscheint die Ontogenese überhaupt als Vervollkommnung, demnächst aber auch die ihr in den großen Zügen parallel gehende Phylogenese; und wenn der Mensch von fischähnlichen Vorfahren und schließlich von der Amöbe abstammen soll, so ist der Fisch und erst gar die Amöbe viel unvollkommener als der Mensch! Aber offenbar trägt man damit ein subjektives Moment in die Wissenschaft, die doch möglichst objektiv sein sollte, hinein.

Die Abstammung, die phylogenetische Aufeinanderfolge ist durchaus nicht mit Vervollkommnung, mit einem Fortschritt zum Besseren zu identifizieren. Nehmen wir auch an, dass der allergrößte Teil der phylogenetischen Umbildungen aufs Konto der Selektion, des Überlebens des Passendsten kommt: dann wird überall, wo es tatsächlich zwei Formen auf der Erde gibt, deren eine die direkte Stammform der anderen ist, nachzuweisen sein, dass die Umbildungen der letzteren notwendige Anpassungen an neue Lebensbedingungen sind, so dass sie fast eher als Notbehelfe denn als Verbesserungen erscheinen und jedenfalls vor Eintreten der neuen Bedingungen nicht notwendig und sogar unzweckmäßig gewesen wären. Selbst wenn die Entwickelung in bestimmten Richtungen erfolgt, wie das zum Teil ja sicher der Fall ist, so ist doch der in einer eingeschlagenen Richtung weiter entwickelte Organismus in keiner Weise besser daran als der zurückgebliebene, er ist nicht vollkommener als dieser. Nicht dürften die Fälle als Gegenbeweis angeführt werden, in welchen eine Organismengruppe im Laufe der Erdgeschichte einer anderen unterliegt. Denn es ist ganz natürlich, dass jedes Lebewesen nur unter den zu seiner Zeit obwaltenden Bedingungen existenzfähig ist, nicht aber bei veränderten Bedingungen, wozu auch das Emporkommen einer ihm die Existenz streitig machenden anderen Art gehört. Man würde

dann ja sagen, unter dem Vollkommeneren sei das Stärkere, das im Kampf ums Dasein Siegreiche zu verstehen, womit man nimmermehr beweisen könnte, dass das Wirbeltier vollkommener sei als das Wirbellose und dieses vollkommener als das Protozoon.

Die Frage, ob vielleicht das Differenzierte vollkommener ist als das weniger Differenzierte, ist mit dem Vorstehenden schon fast erledigt, denn im allgemeinen stammt jedes Wesen von weniger differenzierten Formen ab. Das Entstehen einer stärkeren (höheren) Differenzierung dürfte in den weitaus meisten Fällen eine Folge von Anpassung an veränderte Lebensbedingungen sein, also wiederum eher ein Notbehelf als eine Vervollkommnung. So bei der im Durchschnitt stärkeren Differenzierung der Süßwasserflora und -fauna gegenüber der des Meeres. Dass der neu angepasste Organismus durchschnittlich mehr Differenzierung aufweist als sein Vorfahr, erklärt sich daraus, dass die erforderlichen Neubildungen auf der Basis der schon vorhandenen Organisation eintreten[4]). So dürfte sich die stete Entwickelung zum Komplizierteren schon in den größten Zügen ohne Zuhilfenahme des Begriffes Vervollkommnung verstehen lassen. Aber selbst wenn eine stärkere Differenzierung „aus inneren Ursachen“ hervorgehen kann, so genügt vollständig der nochmalige Hinweis, dass jede erhaltungsfähige Organismenform in irgendeiner Weise vollkommener, besser nicht gedacht werden kann.

Es gibt Beispiele aus der Morphologie und Histologie, welche allerdings scheinbar sehr schlagend einen Fortschritt zu größerer Vollkommenheit im Tierreiche erkennen lassen. Darum kann es nicht gegenstandslos sein, an einigen solchen Beispielen den alten Glauben speziell zu widerlegen.

Der Bau der Pflanzen weist weniger Differenzierung auf als der Bau der Tiere, das Tier könnte also vollkommener erscheinen als die Pflanze, und tatsächlich gilt es ja auch immer dafür. Aber worauf beruht denn die stärkere Differenzierung der Tiere? Sie wurde in fast allen ihren Teilen, Skelett, Blutgefäßsystem, Nerven u. s. w. benötigt, um der größeren Weichheit der Gewebe und der Beweglichkeit willen, welche das Tier vor der Pflanze allerdings voraus hat. Die Beweglichkeit beruht aber auf dem Fehlen der festen, aus Cellulose bestehenden Zellmembran, durch welche die Pflanze sich vor dem Tiere ein für allemal auszeichnet. Offenbar

4) Dieser Satz gilt wie alle nur „ceteris paribus“, d. h. im vorliegenden Falle, wenn die vorherigen Bedingungen und die neuen von gleicher Kompliziertheit sind. Kommen dagegen kompliziertere Bedingungen, wie beim Übergang vom Wasser zum Lande, so muss eine besonders verstärkte Differenzierung eintreten, während umgekehrt vom Lande zum Wasser oder beim Übergang zur festsitzenden Lebensweise ein Rückgang der Differenzierung eintritt.

liegt im Besitz der Zellmembran ein enormer Vorteil, die Pflanze kann eben, weil durch die Membranen besser geschützt und besser gestützt, auch unter sehr wechselreichen Verhältnissen an einer und derselben Stelle ausdauern, während unter den Tieren nur wenige, und zwar nur Bewohner des Reiches des Gleichmaßes eine festsitzende Lebensweise führen. Somit sind der Pflanze zahllose Lebensräume und Lebensmöglichkeiten eröffnet, die dem Tiere immer verschlossen bleiben. Ist es nötig, diese Vorteile, die die Pflanze hat, ganz zu verkennen und sie als Unvollkommenheiten zu deuten, dem Tiere aber größere Vollkommenheit anzudichten?

Ein anderes Beispiel. Die Knochen der Landwirbeltiere sind scheinbar viel vollkommener als die der Fische, denn sie zeigen eine feine Bälkchenstruktur, die genau den an den Knochen gestellten mechanischen Anforderungen entspricht, wenn man mit geringem Materialaufwand die größte Festigkeit erzielen will. Die Knochen der Fische sind dagegen nicht nur massiv, sondern auch noch insofern von sehr primitiver Struktur, als sie Jahresringe zeigen, die zweifellos direkt unter äußeren Einwirkungen (Nahrungsmenge oder wahrscheinlicher Temperatur) zustande kommen und dem Knochen eine Schichtenstruktur geben, die ohne jede zweckmäßige Bedeutung ist. Ist also nicht der Fischknochen unvollkommener gebaut als der Säugerknochen? Zu antworten ist, dass nur eine einseitige Betrachtung zu dieser Schlussfolgerung führen kann. Der Fisch bedarf, weil im Wasser jeder Körper an Gewicht verliert, nicht so leichter Knochen wie das Landtier, und daher erspart er sich alle die cellularen Energien, welche nötig sind, um einen feiner differenzierten Knochen zu bauen. Somit könnte die feine Knochenstruktur der Säuger eher als Notbehelf, denn als Vervollkommnung erscheinen.

Die meisten Landwirbeltiere sind homoiotherm, die Reptilien, die Wasservertebraten und die Wirbellosen aber sind wechselwarm. Sind die Säuger und Vögel hierin nicht die vollkommensten aller Tiere? O nein! sie müssen homoiotherm sein, das ist ein Notbehelf zur Erhaltung des Lebens, weil sie den größten Temperaturdifferenzen ausgesetzt sind. Denn tatsächlich sind nicht nur im Wasser die Temperaturschwankungen geringer, sondern auch auf dem Lande können alle Wirbellosen sich den Temperaturschwankungen leichter entziehen als die Wirbeltiere, weil sie kleiner sind und sich leichter bei Hitze wie bei Kälte ins Erdreich verkriechen können. So sehen wir, wenn auch nur in den größten Zügen, dass auch der Erwerb der Homoiothermie nicht als Vervollkommnung aufgefasst werden muss.

Obschon es lohnend wäre, die Beispiele noch zu vermehren, kann dies für heute unsere Aufgabe nicht sein. Höchstens verdient die Frage, ob eine starke Entwickelung des Nervensystems und

speziell des Gehirns soviel wie größere Vollkommenheit bedeute, noch eine Erörterung.

Tatsächlich lässt sich auch unschwer, wenigstens in den größten Zügen, der Nachweis erbringen, dass der Ausbildungsgrad des Nervensystems nichts anderes als eine Funktion der Lebensbedingungen ist. Er geht zunächst hochgradig parallel der Beweglichkeit, wie ja den Pflanzen und wohl auch den Spongien das Nervensystem fehlt und die übrigen sedentären Tiere nur ein sehr schwach entwickeltes Nervensystem haben; ein differenzierteres findet sich schon bei den hochgradig schwebenden Tieren (z. B. Medusen, Salpen), während noch stärkere Komplikationen bei Nectonten und freibeweglichen Benthonten herrschen. Sodann geht der Ausbildungsgrad des Nervensystems parallel den Schwierigkeiten, welche das Lebensmilieu bietet, und daraus erklärt es sich, dass bei Insekten und bei Wirbeltieren die Landbewohner viel feiner ausgebildete Gehirne besitzen als die Wassertiere. Ist doch auf dem Lande die ganze Lebensführung, insbesondere die alltäglichsten Funktionen, wie Fliehen und Nahrungsuchen, im allgemeinen viel mühseliger als im Wasser. So erscheint es nicht mehr als Vervollkommnung, sondern als dira necessitas, wenn ein Säugetier mehr Großhirn besitzt als ein Amphibium und dieses in gleicher Weise den Fisch übertrifft. Auch das Vogelhirn dürfte sich in die Reihe insofern einfügen, als das Leben im Luftreich immer noch viel leichter ist als das auf der so außerordentlich differenzierten Erdoberfläche. Und wenn das Gesagte die sogenannte „Vervollkommnung“ des Großhirns auch nur in den allergrößten Zügen erklärt, wenn es z. B. nicht ganz befriedigen sollte, im Übergang zum Genossenschaftsleben (Sokolowsky)[5]) die Milieuveränderung zu erblicken, welche die Werdung des menschlichen Gehirns hervorrief, so ist doch sicher soviel klar, dass auch die Gehirnbildung nicht unter dem Gesichtspunkte der Vollkommenheitsabstufung, sondern unter dem der notwendigen Anpassung zu betrachten ist.

Ich glaube damit genügend gezeigt zu haben, dass der sogen. „höhere“ Organismus in keiner Weise besser dasteht als der „niedere“, und wenn man jenen doch noch für vollkommener halten wollte als diesen, so müsste schon etwas ganz anderes gemeint sein als eine bessere Anpassung. Aber was sollte dann gemeint sein? Welchem Ideal käme der „höhere“ Organismus näher als der „niedere“?

Ist das Leben selbst dieses Ideal? Wer möchte denn nachweisen wollen, dass der „niedere“ Organismus dem Nicht-Leben näher stünde als der „höhere“? Die tropfenähnlichen Bewegungen der Amöbe können in diesem Sinne nicht verwendet werden. Die

5) A. Sokołowsky: Das Problem der Menschwerdung. „Medizin. Klinik“ 1910, Nr. 16.

hochgradige Abhängigkeit der Amöbe von den Gesetzen der Kapillarität ist ebenso selbstverständlich wie die Abhängigkeit viel größerer Organismen vom Gesetz der Schwere, dem der Protozoonorganismus in den meisten Fällen nicht unterliegt. Das Spezifische des Lebens liegt nicht in diesen physikalischen Verhältnissen.

Ist jenes Ideal eine besonders harmonische Körperbildung oder eine Fähigkeit zu besonders harmonischem Ineinandergreifen der Leistungen? Täuschen wir uns doch nicht darüber, dass solche Harmonie im Reiche des Lebenden überall vorhanden ist, wenn wir nur nicht gerade die Harmonie des Menschenorganismus meinen, womit wir ja in eine petitio principii verfielen.

Ist es vielleicht ein möglichst hoher Grad von Bewusstsein? Alles Diskutieren über Bewusstsein bei Tieren und Pflanzen ist bisher nicht nur hypothetisch geblieben, sonden auch unbefriedigend, weil man entweder irgendwo einen Sprung vom Unbewussten zum einfachsten Bewusstsein annehmen, oder aber zur schwindelnden Annahme der Allbeseelung sich bequemen muss, und so können Bewusstseinshypothesen eigentlich weder für noch wider anderweitige Ausführungen mit gutem Gewissen verwendet werden. Also darf ich jeden mit dem Bewusstsein operierenden Einwand als undiskutabel ablehnen! Nicht in dem Glauben, dass ich etwas Vollbefriedigendes über das Bewusstsein sagen könnte, sondern nur als Gegengewicht gegen die heute bei der Majorität herrschende Ansicht, dass der Mensch den höchsten Grad des Bewusstseins besäße und die nervenlosen Protozoen den geringsten unter den Tieren, sei hier folgende Überlegung gestattet: Es ist angesichts der Größe des Organismenreiches von vornherein durchaus unwahrscheinlich, dass nur ein sehr kleiner Teil desselben die so ganz exzeptionelle Eigenschaft des Bewusstseins besäße. Und wie es nach den kritischsten biologischen Beobachtungen völlig unannehmbar ist, dass die Fische weniger geistige Fähigkeiten besäßen als die Amphibien, obwohl doch die letzteren das Großhirn haben, welches jenen fehlt; wie also das Bewusstsein nicht immer ans Großhirn, sondern zweifellos auch an andere Gehirnteile gebunden vorkommt, obwohl beim Menschen der Verlust des Großhirns auch das Vermögen, Bewusstsein zu verraten, vernichtet — so, können wir per analogiam schließen, ist das Bewusste auch nicht unbedingt ans Nervensystem gebunden, sondern auch nervenlosen Tieren eigen, und bei den Nerventieren ist es eben nur auf das Nervensystem konzentriert. Man darf also den Nerventieren kein stärkeres Bewusstsein zuschreiben als den nervenlosen Organismen, sondern höchstens ein schneller arbeitendes, denn das Nervensystem ist das Organ der schnellen Reizleitung. Schnelligkeit ist aber nichts Vollkommeneres als Langsamkeit. Man überlege sich doch einmal genau, ob das Großhirn des Menschen an sich wirklich besser befähigt erscheint,

Bewusstsein zu bergen als irgend ein anderer Teil des Nervensystems. Es besteht aus Ganglienzellen und Nervenfasern, wie das ganze Nervensystem, und die räumliche Konzentration ist eine zu äußerliche Eigenschaft, als dass mit ihr das Bewusstsein zusammenhängen könnte! Etwas Einheitliches ist das Großhirn (Neencephalon, Edinger) auch keineswegs, sondern es ist etwas Vielfaches. Freilich verhält sich das Großhirn zum übrigen Gehirn (Palaeencephalon) so, wie das übrige Gehirn zu den peripheren Organen, es verarbeitet die Impulse aus dem Palaeencephalon, so wie das Palaeencephalon die aus der Peripherie verarbeitet. Darum ist nicht gerade wunderbar, dass bei vorhandenem Großhirn das Bewusstsein auf dieses ausgestrahlt erscheint, woraus jedoch nicht folgt, dass bei fehlendem Großhirn auch das Bewusstsein fehlt; und ebenso wäre nicht wunderbar, wenn bei vorhandenem Nervensystem in ihm das Bewusstsein „säße“, bei fehlendem Nervensystem aber der Sitz des Bewusstseins im übrigen lebenden Plasma zu suchen wäre. Jennings[6]) ist nach langen Studien „völlig überzeugt, dass, wenn die Amöbe ein großes Tier wäre, so dass es dem Menschen ins Bereich seiner alltäglichen Beobachtung käme, dass dann sein Verhalten sofort bewirken würde, dass man dem Tiere die Zustände von Lust und Schmerz, von Hunger und Begehren u. dgl. zuschriebe aus genau denselben Gründen, aus denen wir diese Dinge dem Hunde zuschreiben.“ —

Wir sind nun aber schon ins Gebiet des Hypothetischen gekommen, und es würde sicher zu weitläufig sein, wollte ich noch eingehender zeigen, dass wirkliche Abstufungen der Vollkommenheit im Organismenreiche nicht existieren. Vielmehr darf ich hoffen, dass dieser Gedanke jetzt jedem Leser, mag er zu meinen Ausführungen noch etwas zu bemerken haben oder nicht, im Grunde vollständig klar sein wird.

Aber wenn nun der „niedere“ Organismus ebenso vollkommen ist wie der „höhere“, so fragt sich noch, ob es von jenem zu diesem wirklich gar keine Abstufung gibt, oder ob es doch irgend eine Stufenleiter „von der Amöbe zum Menschen“ gibt, die vielleicht in zunehmender Differenzierung oder sonst in irgend einem objektiv wahrnehmbaren Kriterium bestünde, so dass dann der Inhalt des Begriffs Vollkommenheit sich mit den Tatsachen zwar nicht deckte, die Stufenfolge aber bestehen bliebe.

Wir werden zeigen, dass auch dies nicht der Fall ist, soviel man auch versucht hat, an der Hand objektiv nachweisbarer Kriterien die Stufenfolge zu erweisen.

3. Kriterien der Stellung. Die Kriterien, welche als Maßstab für die Stellung der Organismen angegeben werden und ge-

6) H. S. Jennings: Das Verhalten der niederen Tiere unter natürlichen und experimentellen Bedingungen. Teubner 1910, S. 533.

eignet sein sollen, die anerkannte Stufenfolge zu erweisen oder zu rechtfertigen, seien hier folgendermaßen gruppiert:

a) phylogenetische Darauffolge,
b) Differenzierung,
c) Aktivität,
d) Gehirnbildung,
e) alle diese zusammen.

a) Phylogenetische Darauffolge. In allererster Linie ist es zweifellos die Deszendenztheorie, welche die anerkannte Stufenfolge als etwas Sinngemäßes, Immanentes betrachtet. Sie konnte dies nur tun, indem zunächst das System in einigen wichtigen Punkten reformiert war (z. B. Aufteilung der Radiata Cuvier's), und sie erblickte (wie auch früher schon Cuvier) in der Tier- oder Pflanzenreihe nicht mehr je eine Reihe, sondern stellte die größeren und kleineren Abteilungen zum Teil über-, zum Teil aber auch nebeneinander. Die übliche Konstruktion der Stammbäume vermochte solches einigermaßen auszudrücken. Das höhere Tier wäre demnach in jedem Falle dasjenige, welches vom niederen abstammt oder doch sich von den gemeinsamen Vorfahreu beider weiter entfernt hat, in jedem Falle also eine größere phylogenetische Umformung vor ihm voraus hat. Höher entwickelt hieße also soviel wie weiter vom Ausgangspunkte entfernt. Aber woran ist die Weite der Entfernung abzumessen? Solange man die Amöbe unmittelbar mit dem Ausgangspunkte identifizierte, indem man ihr etwa nachsagte, sie stelle das Übergangsstadium zwischen komplizierteren Lebewesen und dem Nichtleben dar, konnte man meinen, dass von ihr die Entwickelung aller anderen Tiere ausgegangen sei; und sobald man dem Menschen nachsagt, er sei durch „die wunderbare Gabe verständlicher und vernünftiger Rede“ oder durch die Gehirnbildung überhaupt und das Vermögen zu herrschen, durch den aufrechten Gang u. a. m. weiter vom gemeinsamen Vorfahren der Affen und Menschen entfernt als die ihm zunächst verwandten Affen, dann kommt allerdings bald die anerkannte Stufenfolge heraus.

Um aber der Willkür nicht Tür und Tor zu öffnen, ist es wichtig, stichhaltige Kennzeichen für die erreichte Entwickelungsstufe zu finden.

Es hat nun durchaus nicht an Forschern gefehlt, welche den Begriff der Entfernung vom Ausgangspunkte Höhe oder Vollkommenheit ganz objektiv zu definieren versuchten. Alle diese Forscher haben merkwürdigerweise geglaubt, aus ihrer Definition die anerkannte Stufenfolge des Hoch und Niedrig begründen zu können, und hierzu ist, da die landläufigen Vorstellungen durch die Abstammungslehre gestützt erscheinen, nötig, dass die Kriterien der

Höhe solche Eigenschaften sind, die sich im Laufe der phyletischen Entwickelung zu verstärken pflegen.

b) Differenzierung. Am häufigsten wird die Differenzierungsstärke (Differenzierungshöhe) als Maßstab der Höhe oder Vollkommenheit bezeichnet. Schon das häufig gebrauchte Wort Organisationshöhe ist von Differenzierung inhaltlich nicht sehr weit verschieden. Dass die phyletische Entwickelung im allgemeinen vom minder Differenzierten zum Differenzierteren fortschreitet, ist wohl zweifellos; dies ist ja überhaupt das Wesen aller ruhigen Entwickelung, auch bei Anorganen, z. B. bei der Entwickelung des Erdballes zu seiner heutigen Gestalt lässt sich dies leicht verifizieren. Haeckel, welcher als erster das Bedürfnis nach objektiverer Definierung des „Höheren“ empfand, stellte seine „Thesen von der tektologischen Differenzierung und Zentralisation“ und die „Thesen von der Vollkommenheit der organischen Grundformen“ auf (Generelle Morphologie, Bd. I, S. 370 und 550). Haeckel unterscheidet scharf den Grad der „Vollkommenheit“, „Ausbildung“ oder „Vervollkommnung“ der Struktur von dem der Grundform, oder die tektologische von der promorphologischen Ausbildung.

Ein Organismus ist nach Haekel's weitläufigen Thesen um so vollkommener, je größer die Zahl der an ihm unterscheidbaren Teile oder niederen Individualitäten und je verschiedener deren Ausbildung, je vielseitiger also seine Funktionen, je abhängiger mithin die einzelnen Teile voneinander und je stärker der ganze Organismus zentralisiert ist (tektologische Differenzierung), ferner je weniger gleichartige und je mehr ungleichartige Achsen sich an ihm unterscheiden lassen und je ungleichartiger die beiden Pole einer jeden Achse sind (promorphologische Differenzierung). Der tektologischen Differenzierung werden wir es anreihen dürfen, wenn Haeckel noch an anderer Stelle (Natürl. Schöpfungsgesch., 9. Aufl., Berlin 1898, S. 280) die Zahlverminderung gleichartiger Teile (z. B. der Wirbel) als Kriterium der Organisationshöhe bezeichnet.

Diese Sätze sagen zwar zweifellos aus, in welchen Richtungen wir uns die phyletische Entwickelung im allgemeinen verlaufend denken müssen, sie genügen aber durchaus nicht zur durchgängigen Begründung der anerkannten Stufenfolge. Zwar genügen sie in ziemlich hohem Grade für die Grundzüge der Stufenfolge im Pflanzenreiche, was aber das Tierreich betrifft, so genügen sie wohl nur etwa für die Hälfte des Tierreiches, welche im Durchschnitt aus den minder differenzierten Wesen besteht, während die andere Hälfte der Stufenfolge doch sehr nach dem Menschen hin zugespitzt ist und sich längst nicht alle Stufen als Stufen der Differenzierung rechtfertigen lassen. So kann wohl die tiefe Stellung, die man immer den Echinodermen anweist, keineswegs mit einer

besonders geringen Differenzierung dieses Stammes begründet werden, vielmehr haben diese Tiere trotz des im wesentlichen radiometrischen Baues, der ja übrigens erst postlarval von ihnen erworben wird, doch so viele Eigenheiten, dass sie zweifellos stärker differenziert sind als viele Mollusken und vielleicht ebenso hoch als der Durchschnitt der Mollusken stehen müssten, und nur bei der Anordnung, welche auf den Menschen hinführen soll, kommen sie allerdings viel tiefer, weil sie ihm viel unähnlicher sind als die Mollusken. Sodann sind wohl nicht nur Mollusken und Arthropoden an Differenzierung gleich, sondern auch die Vertebraten stehen an Differenzierung kaum höher als die Mollusken und Arthropoden, wie schon eine genaue Vergleichung der voll entwickelten Tiere lehrt, noch mehr aber die Tatsache, dass die Vertebraten einen viel einfacheren Entwickelungsgang haben. Innerhalb der Vertebraten sind die Knochenfische und, da diese den überwiegenden Bestandteil der Fische bilden, auch die Fische überhaupt viel stärker differenziert als die Amphibien, denen ja eine Unsumme von Differenzierung der Knochengebilde, der Hautbedeckung, der Hautsinnesorgane, des Gehirns mit Ausnahme des Palliums, der Eierstocksbildung u. s. w. u. s. w. gegenüber den Knochenfischen abgeht. Die Amphibien sind nur als Landtiere dem Menschen ähnlicher als die Fische. Auch muss man wohl die Vögel für stärker differenziert erachten als die Säuger. Gründe dafür liegen im Kopfbau, im Körperbau, im ganzen Skelett, in der Hautbekleidung, im Zirkulationssystem, in den Atmungsorganen, im Auge, in physiologischen und biologischen Momenten. Sind auch die meisten dieser Eigenheiten „nur“ Anpassungen an das Flugvermögen, wie man wohl sagt, um ihre Bedeutung für die Rangstellung der Vögel als geringer hinzustellen, so sind doch auch die Eigenheiten der Säuger (selbst die starke Ausbildung der Hirnrinde), wie wir oben sahen, „nur“ als Anpassungen an das Leben auf dem Lande aufzufassen. Wählen wir schließlich als Prüfsteine wieder die Amöbe und den Menschen: bei der Amöbe kann man es höchstens entschuldigen, dass sie als Ausgangspunkt genommen wird, da sowohl die Thesen Haeckel's als auch der Differenzierungsbegriff überhaupt wesentlich morphologisch sind und die Amöbe wegen ihrer unbeständigen Form wenig morphologisch Greifbares bietet. Jedoch die Gipfelstellung des Menschen lässt sich aus jenen Sätzen keineswegs ableiten; und so oft wir bei Haeckel auch lesen, der Mensch sei „das höchste Wesen, das wir kennen“, versucht er tatsächlich nie, solche Aussprüche mit seinen Definitionen der „Höhe“ in Einklang zu bringen.

Bei der Differenzierung sollten wir auch vielleicht der Regenerationsfähigkeit gedenken, welche gewissermaßen die Kehrseite der Differenzierung ist, da erfahrungsgemäß vielfach nicht nur die

Regenerationsfähigkeit eines Gewebes um so geringer ist, je stärker es differenziert ist, sondern im allgemeinen auch die Regenerationsfähigkeit bei weniger differenzierten Formen häufiger und stärker auftritt als bei differenzierteren. Aber diese Regel kann doch höchstens dazu dienen, die Stufenfolge der Differenzierung zu bestätigen, welche aber, wie wir eben sahen, mit der anerkannten Stufenfolge nicht übereinstimmt. So geht also v. Hansemann[7]) fehl, wenn er durch die Tatsachen der Verbreitung des Regenerationsvermögens die anerkannte Stufenfolge aufs neue benützen will.

c) Aktivität. In ganz anderer, rein biologischer Weise wollte Spencer[8]) die Stellung der Lebewesen objektiv definieren: „Der Grad des Lebens wechselt mit dem Grade des Zusammenhangs zwischen dem Leben und seinen Bedingungen“. Das niedere Wesen, z. B. die Pflanze, bleibt unbeeinflusst durch zahllose Änderungen in der Umgebung, welche auf das Tier als Reize einwirken. Das auf „höherer Stufe stehende Leben“ hat dagegen die Fähigkeit, auch spezielleren Bedingungen („Koexistenzen und Subsequenzen“) zu entsprechen, und unser eigenes Leben zeigt „die größte Kompliziertheit in den einzelnen Zusammenhängen, die größte Raschheit in der Aufeinanderfolge derselben und die größte Länge in der Reihe derselben“. Im allgemeinen hat das niedere Leben eine größere Sterblichkeit, das höhere aber gewinnt durch die bezeichneten Fähigkeiten eine größere Lebensdauer — weil es ja auf äußere Veränderungen hin entsprechende innere Veränderungen durchmacht — und eine geringere Fruchtbarkeit; doch hier muss Spencer schon Ausnahmen nennen: die baumartigen Pflanzen, die Schildkröte sind langlebige aber niedere Organismen. Man gewinnt bei Spencer in höherem Maße als bei anderen Autoren den bestimmten Eindruck, dass für ihn die anerkannte Stufenfolge etwas durchaus Gegebenes war und er nur durch Zulassung zahlreicher Ausnahmen und unter starker Betonung der ihm gerade willkommenen Verhältnisse imstande ist, seine Theorie mit der anerkanten Stufenfolge in Einklang zu bringen. Er verfällt also in eine offenbare petitio principii. Damit ist wohl die Frage, ob sich aus seinem Leitsatze die angenommenen Stufen wirklich folgern lassen, entschieden und mit nein beantwortet. Im

7) v. Hansemann: Descendenz und Pathologie. Vergleichend biologische Studien und Gedanken. Berlin 1909. Besonders S. 43/44.

Der Verfasser gibt sich Mühe, meine früher veröffentlichten Darlegungen zu unserem Gegenstande zu widerlegen, hätte es aber gar nicht nötig gehabt. Er tut es nur, um sich zu salvieren, bevor er Ausdrücke wie höher differenziert gebraucht. Höher differenziert = stärker differenziert = differenzierter, das sind auch meiner Meinung nach durchaus berechtigte Begriffe. Aber höher differenziert = höher = vollkommener, das sind Trugschlüsse.

8) H. Spencer: Die Prinzipien der Biologie. Deutsche Ausgabe von Vetter. Bd. I, Stuttgart 1876.

einzelnen sind die von Spencer erwähnten Verhältnisse überall so kompliziert und unübersehbar, dass von einer genauen Begründung gar keine Rede sein kann; mithin wird auch eine ins einzelne gehende Kritik am besten unterbleiben.

Neuerdings hat Lüderitz[9]) ähnliches unter dem Gesichtspunkt einer Art Energetik ausgeführt: der höhere Organismus wirkt im Gegensatz zum niederen hochgradig aktiv an der Absorption der Energiemengen aus der Umgebung mit und macht dadurch mehr den Eindruck des Zweckmäßigen, Einheitlichen, Sich-selbst-regulierenden. Er steht um so höher, je geringere Energiemengen er zum Mitwirken verwendet und je größere Energiemengen aus der Umgebung er dabei in sich hineinzieht und umsetzt. Die Darlegungen des Verfassers operieren gleich den Spencer'schen mit so verwickelten Verhältnissen, dass auch hier eine genaue Begründung nicht zugegeben und aus demselben Grunde eine ins einzelne gehende Kritik nicht geübt werden kann. Aber soviel kann man sicher einwenden, wie Verfasser meint, wenn der Grad des Mitwirkens parallel der Gestalt, dem „Formenwert“ (Haake) ginge, welche ihrerseits maßgebend sei für die allgemein gewählte Anordnung der Organismen, dann ist das Kriterium des Verfassers nicht durchgängig brauchbar. Denn der Formenwert setzt sich zusammen aus Größe und Differenzierung, und für die Differenzierung haben wir schon nachgewiesen, dass sie die anerkannte Stufenfolge nicht rechtfertigt; der Größe aber kann man dieses auch nicht zugestehen, da ja schon unter den heute lebenden Tieren, noch mehr aber unter denen, die überhaupt gelebt haben, der Mensch durchaus nicht eins der größten ist.

In sehr viel klarerer Weise sucht Jordan[10]) „den Grad der Vollkommenheit der Funktion“ im Grade der Unabhängigkeit der Organismen gegenüber äußeren Einflüssen. Das „niedere Tier“ ist lediglich an die vorherrschenden Möglichkeiten äußerer Bedingungen angepasst, Abnormitäten gegenüber jedoch wehrlos. Poikilotherme, poikilosmotische Tiere werden z. B. durch abnorme Temperaturen, bezw. Salzgehalte geschädigt, während das „höhere Tier“ solche Einwirkungen reguliert, also unabhängiger dasteht, Herr der Außenbedingungen ist und damit mehr Wahrscheinlichkeit des Erhaltenbleibens gewinnt (Verfasser kommt hierin Spencer nahe). Jordan ist vorsichtig genug, um die sich hieraus ergebende Stufenfolge nicht mit der systematischen völlig zu identifizieren, erachtet jedoch im allgemeinen die aufsteigende Reihe „von der

9) C. Lüderitz: Gedanken zur allgemeinenen Energetik der Organismen. Berlin 1910.

10) H. Jordan: Über Entwickelung vom physiologischen Standpunkte aus. Versuch, der vergleichenden Physiologie zu einem System zu verhelfen. Biolog. Centralbl. 1908, Bd. 28.

Amöbe zu den Wirbeltieren" für bestätigt und erblickt im Intellekt die höchste Anpassungsfähigkeit. Aber, ist zu erwidern, es gibt im Organismenreiche viele Unabhängigkeit verleihende Eigenschaften, die den vermeintlich „höheren Tieren" ganz abgehen: fakultative Anaerobie, innere Atmung, das Vermögen in Luft und Wasser zu leben (wie bei Amphibien) oder in beiden Medien zu atmen (wie beim Regenwurm), Resistenz gegen lange Zeiträume, wie sie tierischen Dauerzuständen und den Pflanzensamen trotz bestimmter gegenteiliger Nachweise immer noch zuerkannt werden muss, hohe Regenerationsfähigkeit u. a. m. Es sind also bei Jordan nur einige Kriterien ausgewählt, und zwar solche, die namentlich innerhalb der Vertebraten die übliche Reihenfolge ergeben, im übrigen aber nur noch die ganz großen Stufen von den *Vertebrata* zu den *Metazoa evertebrata* und von diesen zu den *Protozoa* + Pflanzen ableiten lassen. Soweit also Jordan überhaupt dazu beitragen will, die anerkannte Stufenfolge objektiv zu begründen, verfällt auch er in eine Petitio principii. Denn offenbar könnte man, wie hier mit den Wirbeltieren geschehen, auch manche andere Organismengruppe durch andere Unabhängigkeit verleihende Eigenschaften hervorheben. So schließen sich vielleicht an die Pflanzen mit der höchsten Dauerfähigkeit ihrer Samen die „niederen Tiere" mit ihren Dauerzysten an, oder an die Bakterien mit ihren zum Teil sehr dehnbaren Existenzbedingungen die Pflanzen einer- und die Tiere andererseits. Vielfach wird eben eine Eigenschaft, die einer Gruppe in besonderem Maße eigen ist, von da aus im System um so schwächer vertreten sein, je weiter die Lebewesen von jener Gruppe verwandtschaftlich entfernt sind.

d) Gehirnbildung. Wenn man dem Menschen den Rang des vollkommensten Lebewesens einräumt, so begründet man dies bekanntlich meist damit, dass er unter allen das größte und komplizierteste Gehirn (Großhirn) habe. Diese Begründung ist offenbar nur dann stichhaltig, wenn das Gehirn ein vorzügliches Organ ist, welches eben in höherem Maße als andere Organe zur Abschätzung der Stellung des Tieres dienen muss. Untersuchen wir, ob dies der Fall ist. Zur Bewusstseinsfrage habe ich mich allerdings schon oben (S. 11ff.) geäußert, so dass ich von hier aus wohl keinen Einwand mehr zu gewärtigen habe. Vielleicht fragt sich aber, ob es richtig ist, dass, mit Cuvier gesprochen (l. c. S. 47), das Nervensystem gewissermaßen das ganze Tier ausmacht, dass auf ihm das Wesen der tierischen Natur beruht und alle übrigen Organe nur dazu da sind, ihm zu dienen und es zu unterhalten. Angesichts der Tatsache, dass es viele Organismen, auch viele tierische gibt, die des Nervensystems ganz entbehren, wird man viel eher dieses System als einen Hilfsapparat des Gesamtorganismus, eben als den Apparat der schnellen Reizleitung, und nicht als sein eigentlichstes

Wesen betrachten. Dennoch könnte sich vielleicht fragen, ob nicht das Nervensystem da, wo es vorhanden ist, den gesamten Organismus dermaßen widerspiegelt, dass man an ihm eben besonders leicht die gesamte Organisationshöhe abmessen kann. Man könnte ja denken, dass die Ausbildung des Nervensystems der Differenzierung und Arbeitsteilung des Gesamtorganismus immer parallel ginge, und dann wäre man überall da, wo man die Differenzierungsstärke des Gesamtorganismus nicht leicht abschätzen kann, vollauf berechtigt, sie aus der Ausbildung des Nervensystems zu erschließen, und dann würde sich tatsächlich ergeben, dass der Mensch das differenzierteste Wesen ist; der Gesichtspunkt der Differenzierung wäre dann also wirklich als Begründung auch für die Gipfelstellung des Menschen heranzuziehen. Hiergegen ist durchaus zu bemerken, dass die Differenzierung des Gesamtorganismus keineswegs immer der des Nervensystems parallel geht. Nicht nur die nervenlosen Organismen sprechen durchaus dagegen, sondern auch viele Nerventiere. So ist unter den Cnidariern die Klasse der Anthozoen entschieden die morphologisch und histologisch von Grund aus am stärksten differenzierte, aber viel stärker differenzierte Nervensysteme finden wir bei den Medusen. Und die akraspede Meduse ist im ganzen entschieden stärker differenziert als die kraspedote, jene aber hat im Nervensystem und in den Sinnesorganen einen weniger hohen Ausbildungsgrad erlangt als diese (O. und R. Hertwig). In gleicher Weise kann man ruhig den Satz aussprechen, dass der Organismus des Menschen hinter dem anderer Säugetiere in vielem zurücksteht und nur sein Nervensystem stärker ausgebildet ist. Es spiegelt also das Nervensystem durchaus nicht den Gesamtorganismus gänzlich wieder, und es wäre irrig, in ihm einen Maßstab für die Gesamtentwickelung finden zu wollen. Seine Ausbildung geht der Gesamtausbildung eben nicht durchweg parallel, sondern eben nur soweit, wie dies für andere Organismen auch gilt.

e) Es wird schließlich gesagt werden, nicht eins der genannten Kriterien reiche zur Beurteilung der Stellung eines Organismus aus, wohl aber alle miteinander, ihre Summe, bei richtiger Abschätzung ihrer verhältnismäßigen Bedeutung. Und es könnte in der Tat fast scheinen, als käme dann die anerkannte Stufenfolge wirklich heraus. Nur fragt sich leider, wie man die richtige Abwägung vornehmen soll. Um einen Wert in verschiedenen Maßen nennen zu können, um z. B. Wärme und mechanische Energie quantitativ zu vergleichen, oder um eine Ware halb mit deutscher, halb mit fremder Münze zu bezahlen, muss man die Äquivalentwerte kennen, und dafür gibt es bei den oben genannten Kriterien für die Stellung der Organismen gar keine Anhaltspunkte. Freilich, wenn man als Voraussetzung annimmt, dass die Summen-

verhältnisse, die sich beim Menschen und den ihm zunächst stehenden Tieren vereinigt finden, die anerkannte im Menschen gipfelnde Stufenfolge ergeben, dann haben wir allerdings einen von Exaktheit noch sehr weit entfernten Anhaltspunkt für die Abschätzung der Stellung.

Es empfiehlt sich vielleicht, ein einfaches Beispiel kurz rechnerisch zu behandeln. Wir operieren der Einfachheit halber dabei nur mit zwei Kriterien, der Gesamtdifferenzierung x und der Gehirnausbildung y. Sei für den Menschen $x + y$, für einen Durchschnittssäuger aber $x + \frac{1}{2}y$ die Formel für seine Organisation, und habe der Mensch die Stellung 100 in der Stufenfolge, der Durchschnittssäuger aber 99, so ergeben sich aus den beiden Gleichungen

$$x + y = 100,\ x + \tfrac{1}{2}y = 99$$

die Werte

$$x = 98,\ y = 2,$$

also wäre eine erhöhte, bezw. verminderte Gesamtdifferenzierung $98/2 = 49$mal so hoch zu bewerten als eine entsprechend erhöhte bezw. verminderte Nervensystemausbildung. Mithin würde die Stellung der Organismen im allgemeinen viel mehr nach der Gesamtdifferenzierung zu beurteilen sein, selbst bei schwächer differenziertem Nervensystem würde ein Organismus höher stehen können als ein anderer, wenn ersterer wesentlich mehr Gesamtdifferenzierung aufweist. Nur wo die Gesamtdifferenzierung gar nicht oder nur unerheblich verschieden ist, würde das Nervensystem den Ausschlag geben; so bei den Säugern.

Natürlich hat noch niemand in dieser Weise gerechnet, aber dass unbewusst die Abschätzung unter jener Voraussetzung vorgenommen wurde, das ist ganz zweifellos. Jene Voraussetzung aber ist die petitio principii par excellence, mit anderen Worten: die anerkannte Stufenfolge lässt sich objektiv aus dem ganzen Organismenreiche heraus nicht erweisen, sondern sie ist unbewusst der Gipfelstellung des Menschen zu Liebe angenommen. Die anerkannte Stufenfolge ist die Stufenfolge der Menschenähnlichkeit.

Praktische Nutzanwendung.

Soll man nun, nachdem die Begriffe „höher“ und „nieder“ im Organismenreiche in ein Nichts zusammengesunken sind, die Worte als handliche, zusammenfassende Bezeichnungen beibehalten, oder soll man sie sich abgewöhnen?

Ich bin durchaus der Meinung, dass man die Worte nicht beibehalten soll, weil sie sich in der Praxis der biologischen Forschung bald als hemmend, bald als schädlich erweisen, während die Vermeidung dieser irreführenden Ausdrüche sich als gut und fruchtbar erweisen wird.

1. Im Sprachgebrauch. Schon das wäre genug, wenn man den biologischen Sprachgebrauch von Ausdrücken reinigt, die der Naturphilosophie alten Systems, dem halb gefühlsmäßigen und aller scharfen Definitionen entbehrenden Reden über die Dinge der Natur, als letzter Rest angehören. Wir sind durchaus in der Lage,

die einzelnen Abteilungen des Organismenreiches mit guten Namen zu benennen und ihre Eigenschaften der Wirklichkeit gemäß klar und nüchtern zu beschreiben. Wir brauchen nicht die Ausdrücke der Höhe oder Vollkommenheit. Wir brauchen überhaupt keine Stufenfolge der Organismen, und es wäre ein recht eitles Beginnen, etwa eine Stufenfolge der reinen Differenzierung aufzustellen. Auch in anderen Wissenschaften, z. B. in der Mineralogie, gibt es keine Stufenfolge der Untersuchungsobjekte. Natürlich wird es zu jeder Zeit eine Aufgabe der Biologie sein, die Abstammung der Formen zu ergründen. Hieraus folgt aber nicht die Notwendigkeit, die Formen als solche mit irreführenden, wertenden Beinamen zu belegen.

Gänzlich verfehlt wäre es, wenn man ihrer Handlichkeit wegen die Ausdrücke beibehalten wollte. In ihrer Handlichkeit liegt vielmehr eine große Gefahr, da die Ausdrücke einen rückwirkenden Einfluss auf die Vorstellungen ausüben. (Schluss folgt.)

Die Fruchtbarkeit der Hybriden des Bos taurus und des Bison americanus.

(Aus der physiolog. Abteilung des Laboratoriums der Veterinärverwaltung.)

Von E. Iwanoff.

Die Frage der Erzeugung von Hybriden der Hauskuh (*Bos taurus*) mit dem amerikanischen Bison (*Bison americanus*) blieb in der Literatur fast bis zur jüngsten Zeit offen. Bei Brehm finden wir keinen direkten und bestimmten Hinweis auf die Tatsachen der Erzeugung von solchen Hybriden. Wir haben bei ihm nur Hinweise auf die Berichte von A. Gallatin und R. Wickliff. Der bekannte Fachmann auf dem Gebiete der Tierkreuzung, Suchetet geht in seiner Einleitung über die uns interessierende Frage mit Stillschweigen hinweg. In dem Ackermann'schen Buch finden wir darüber folgendes: „Die Frage der Möglichkeit, einen Nachwuchs durch Kreuzung zwischen *Bison americanus* und *Bos taurus* zu bekommen, wird von den einen Forschern positiv, von den anderen negativ gelöst."

Zu den ersteren gehören:

Hindmarsch (Bericht über das wilde Hornvieh in Chilligham-Park, vorgetr. in der British Assoc. zu Newcastle 1838; vgl. Froriep's Notizen X, Nr. 6, 1839, S. 41 und Wiegmann's Archiv f. Nat. VI, 1, 1840. Gisborne (Essays on Agriculture, London 1854, p. 4. Settegast, Tierzucht, S. 93. Carl Vogt (Vorlesungen über den Menschen II, S. 213). — Rafinesque (Consideration sur quelques animaux hybrides. Journal universel des sciences medicales. Paris 1821, XXII, p. 114).

Das interessanteste Material finden wir bei Prof. Rafinesque. Er erzählt, dass der *Bison americanus* die Hauskuh gern belegt. Umgekehrt äußert der Stier seinen Widerwillen gegen das Bisonweibchen. Was den Bau des Rumpfes anbelangt, so sind die Halbblutbisonen der Kuh ähnlich, aber ihr Rücken ist gekrümmt, wenn auch ohne den Buckel. Die Farbe des Felles, der Kopf und die Mähne sind denen des Bisons ähnlich. Untereinander geben die Hybride keine Nachkommenschaft. Die Viertelbluthybride aber, welche durch die Kreuzung zwischen dem Halbbluthybriden und dem Stier oder dem Bison („Stammblut noch einmal mit der Stammart") gezeugt werden, — sind sehr fortpflanzungsfähig und bilden eine widerstandsfähige Hybridenrasse, welche, ihre Merkmale bewahrend, sich unendlich vermehren kann.

Gleichartige Hinweise sind auch im „Zoolog. Garten" (1872) zu finden.

Auf dem Gute von F. E. Falz-Fein „Askania-Nova" ist eine ganze Reihe von Halbbluthybriden vorhanden, die aus der Kreuzung des *Bison americanus* mit Kühen und Wisenten hervorgegangen sind; es gibt dort auch Hybride, die zu $^3/_4$ *Bison americanus* und zu $^1/_4$ *Bos taurus* sind und umgekehrt: zu $^1/_4$ *Bos americanus* und zu $^3/_4$ *Bos taurus*.

Die Fruchtbarkeit der Halbblutbisonweibchen ist erwiesen und unterliegt keinem Zweifel. Sie geben nicht nur vom *Bison americanus*, sondern auch vom Wisent eine Nachkommenschaft. Dreiviertelblutbisonweibchen sind auch fruchtbar. Was die Fortpflanzungsfähigkeit der Hybridenmännchen anbelangt, so wusste man diesbezüglich, dass sowohl die Halbblut- als auch Dreiviertelblutmännchen den Geschlechtsinstinkt besitzen und fähig sind, die Weibchen zu belegen, seien es Vollblutkühe oder Bisonweibchen oder Hybride. Allein trotz einer ganzen Reihe von Versuchen eine Nachkommenschaft vom Halbblutbison zu bekommen, ist bis jetzt noch kein Fall beobachtet worden, wo eine nur vom Halbblutbison belegte Kuh tragend geworden wäre. In der „Askania-Nova" zeigt man einen Stier, den man, auf Grund einiger indirekten Daten, für den Nachkommen eines Halbblutbisons zu halten bereit ist. Für solch eine Abstammung gibt es aber keine direkten Beweise.

Auf Grund der eben angeführten Tatsachen und auch dessen, was wir über den Bau der Samendrüsen bei den Männchen solcher Hybride, wie das Maultier und der Zebroid (siehe Stephan und Iwanoff) wissen, — konnte ich schon bei einem Halbblutbison eine dauernde Unfruchtbarkeit vermuten, deren Ursache im Fehlen von Spermatozoen in dem Sperma und in den Hoden zu suchen wäre. Mikroskopische Untersuchung des Spermas hat die Richtigkeit dieser Vermutung bewiesen. Das Sperma eines Halbblutbisons wurde in

der gewöhnlichen Weise, mittelst des Schwammverfahrens, gewonnen und unter dem Mikroskop beobachtet. Hier, wie auch im Sperma von einem Zebroiden, wurden keine Samenzellen entdeckt. Das Sperma bestand aus dem Sekrete der akzessorischen Geschlechtsdrüsen und aus einer ganzen Reihe von Formenelementen, wie z. B. Epithelialzellen, Leucocyten.

Der Geschlechtsinstinkt bei dem von mir untersuchten Halbblutbison war wirklich vorhanden. Das Sperma von diesem Tier wurde zweimal gewonnen, und beide Male hat es, bezüglich des Vorhandenseins von Samenzellen, eine negative Antwort gegeben.

Der histologische Bau der Samendrüse bei dem Halbblutbison wurde einstweilen von uns noch nicht untersucht.

Außer dem Halbblutbison war es uns möglich, den Bau der männlichen Geschlechtsdrüse bei einem Dreiviertelblutbison kennen zu lernen.

Eine Untersuchung des Inhaltes von Vas deferens der Samendrüse eines Dreiviertelblutbisons hat die Anwesenheit von Spermatozoen gezeigt, welche scheinbar normal entwickelt waren. Eine weitere histologische Untersuchung des Hodens bei diesem Tiere hat einen normalen Bau der Drüse und das Vorhandensein von Geschlechtszellen aller Arten, bis zu Spermatozoen in den Samenkanälchen festgestellt. Ob die Spermatozoen beweglich waren, ist unaufgeklärt geblieben; das Tier ist infolge einer Infektionskrankheit verendet mit Symptomen von Antrax, weshalb das aus den Kadaver ausgeschnittene Testiculum in eine fixierende Flüssigkeit gebracht wurde.

Es erscheint als kaum möglich, in diesem Falle das Vorhandensein von unbeweglichen Spermatozoen anzunehmen, weil es nach dem Bericht von F. E. Falz-Fein in „Askania-Nova“ eine Kuh gibt, die geworfen hat, nachdem sie von einem von uns untersuchten Dreiviertelblutbison belegt wurde.

Die Fruchtbarkeit des Dreiviertelblutbisonochsen ist also sowohl durch die mikroskopische Untersuchung des Baues der Geschlechtsdrüse als auch durch Beobachtungen der Resultate der Paarung dieses Bisons mit einer Kuh festgestellt worden. Indem man Dreiviertelblutbisone mit Einviertelblutbisonen paart (die letzteren sind auch fruchtbar, worauf auch der Kentukkyer Prof. Rafinesque hinweist, der sie Viertelhybride nennt), kann man Halbblutbisone bekommen, deren Fruchtbarkeit schon nicht mehr unbeschränkt sein dürfte. Es ist denkbar, dass es gelingen kann, in dieser Weise eine neue Rasse vom Hausvieh zu bekommen und diejenigen wertvollen Eigenschaften des Halbblutbisons zu fixieren, welche in ihrer Kraft, Unermüdlichkeit und Ausdauer ihren Ausdruck finden. Die Überlegenheit der Halbblutbisone über das Hausvieh hat sich sehr deutlich erwiesen, als in der „Askania-Nova“

Versuche gemacht worden sind, diese Hybride für Feldarbeiten zu verwenden.

Brehm schreibt darüber: „Unser Gewährsmann (Hornaday) ist überzeugt, dass, wenn nur noch Büffel genug vorhanden sind, um eine durchgehende allmähliche Blutmischung mit den frei weidenden Rinderherden zu erzielen, diese im Laufe der Zeit viel besser geeignet sein werden, den Unbilden der Witterung, namentlich der strengen, schneereichen Winter, zu widerstehen, als sie es bisher vermochten.

Freilich dürfte es jetzt, da der Bison doch schon so gut wie ausgerottet ist, bereits zu spät sein, um derartige Versuche noch in dem notwendigen großen Umfange unternehmen zu können."

Wir können uns aber nicht mit diesem wissenschaftlichen Schlusse einverstanden erklären. Der Mangel an den Zuchtbisonen kann bis zu einem gewissen Grade durch die Anwendung der Methode der künstlichen Befruchtung abgeschwächt werden; diese Methode könnte bekanntlich die Menge des jährlich möglichen Nachwuchses erhöhen.

Es versteht sich, dass für einen Bauern- oder einen landwirtschaftlichen Kleinbetrieb diese Hybride als unerreichbar erscheinen, für solche Güter aber, wie die „Askania-Nova" ist es eine Frage von wirtschaftlicher Bedeutung. Ein derartiger Betrieb wäre in der Lage, die Züchtung von Hybriden zu organisieren, welche ihre Vorteile in der Landwirtschaft durch die Praxis bewiesen haben.

Bei uns in Russland könnte der *Bison americanus* leicht durch den Wisent ersetzt werden; derselbe gibt in der Askania-Nova eine Nachkommenschaft nicht nur mit Kühen, sondern auch mit dem amerikanischen Bison und seinen Hybriden.

Es wäre sehr wünschenswert, solange es noch nicht zu spät ist, dieses seltene Tier vor dem Aussterben zu retten und die Möglichkeit seiner Verwendung zu Tierhybridisierungszwecken auszunützen.

(Nachrichten der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. 1910. Bulletin de l'Académie Impérial des Sciences de St. Petersbourg.)

Zur Frage der Fruchtbarkeit der Hybride des Hauspferdes: der Zebroiden und der Hybride vom Pferde und Equus Przewalskii.

(Aus der physiologischen Abteilung des Laboratoriums der Veterinärverwaltung.)

Von E. Iwanoff.

(Vorgelegt in der Sitzung der Sektion für Physik und Mathematik. 12. April 1910.)

Die Frage der Fruchtbarkeit der Zebroiden wird von einigen Schriftstellern positiv und manchmal in der entschiedensten Form

gelöst. So erfahren wir von Brehm[1]), dass man bis jetzt Hybride vom Esel und Zebra, Halbesel und Zebra und vom Pferde und Zebra bekommen hat, und dass die meisten von diesen Hybriden sich nicht nur mit Vertretern der Stammarten, sondern auch untereinander fruchtbar zeigten. „Es unterliegt", schreibt Brehm, „nach diesen und anderen Versuchen, welche wir doch als sehr anfängliche bezeichnen müssen, gar keinem Zweifel mehr, dass alle Einhufer sich fruchtbar untereinander vermischen können und dass die erzeugten Blendlinge wiederum der Fortpflanzung fähig sind. Diese Tatsache stößt den Lehrsatz von den Einpaarlern, welcher zwischen den Naturforschern und ihren Gegnern vielen Streit hervorgerufen, vollständig über den Haufen". — In den Werken von K. Ackermann[2]) und A. Suchetet[3]) finden wir keine Antwort auf die uns interessierende Frage.

Von den Zebrahybriden habe ich die Gelegenheit, nur Hybride vom Pferde und Zebra zu untersuchen und zu beobachten gehabt (*Equus caballus* ♀ *Equus zebra* ♂ und *Equus zebra* ♀ *Equus caballus* ♂). In dem berühmten zoologischen Parke, der dem Herrn F. E. Falz-Fein gehört (Gouvernement Taurien, Bezirk Dnjeprowsk) sind von solchen Zebroiden mehr als 10 Exemplare vorhanden. Unter ihnen gibt es sowohl erwachsene Weibchen als auch geschlechtsreife Männchen. Bereits im Jahre 1905[4]) habe ich Ergebnisse meiner mikroskopischen Untersuchungen der Samenflüssigkeit und der Geschlechtsdrüse von einem Zebroidenmännchen (Mutter — Zebra, Vater — Pferd) dargelegt. Meine Schlüsse erwiesen sich als nicht übereinstimmend mit dem, was Ewart[5]) zu dieser Frage geschrieben hat.

Nachdem er das Zebroidensperma untersucht hatte, kam Ewart zum Schlusse, dass die Samenzellen eines Zebroiden (Vater — Zebra, Mutter — Pferd) ein Köpfchen und ein Schwänzchenrudiment besitzen.

Es gelang mir nicht, in dem Sperma der beiden von mir untersuchten Zebroiden, Spermatozoen zu entdecken. Was aber die glänzenden, runden Körperchen anbelangt, welche die Braun'sche Bewegung aufwiesen, so konnte ich dieselben nicht als Köpfchen der Spermatozoen mit einem Rudimentarschwänzchen anerkennen. Die histologische Untersuchung der Samendrüse bei einem von diesen Zebroiden hat mich endgültig davon überzeugt, dass wir nicht erwarten dürfen, im Sperma von Zebroiden Samenfäden zu finden.

---

1) Brehm's Tierleben. Bd. III, S. 87, Leipzig und Wien 1891.

2) K. Ackermann, Tierbastarde. Kassel 1898.

3) A. Suchetet, Des hybrides a l'état sauvage. Lille 1896.

4) E. Iwanoff, Untersuchung über die Ursache der Unfruchtbarkeit von Zebroiden. Biol. Centralbl. Nr. 23/24, 1905.

5) J. C. Ewart, The Penycuik experiments. London 1899. General introduction.

Im Hoden eines Zebroiden haben wir klar ausgesprochene gewundene Samenkanälchen, aber ohne die Samenbildungszellen und deren Abkömmlinge. Weil unsere Untersuchungen sich nur auf Zebroiden bezogen haben, deren Väter nicht, wie bei Ewart, Zebrahengste, sondern Pferde waren, so blieb für die Diskussion noch Raum genug, und für die endgültige Aufklärung der Frage war es sehr wünschenswert, das Sperma von den Zebroiden zu prüfen, die von einer Pferdestute und einem Zebrahengst herstammten.

Im Frühjahr 1909 gelang es mir, meine Untersuchungen nach dieser Richtung hin zu ergänzen. Indem ich die gewöhnliche, von mir vorgeschlagene Methode der Spermagewinnung mittelst eines Schwammes benutzte [6]), habe ich das Sperma vom Zebroiden „Mikado" (Pferdestute — Zebrahengst) bekommen und unter dem Mikroskop untersucht.

Gleich dem Sperma der früher von mir untersuchten „Tuan" und „Menelik", erwies sich das Sperma vom „Mikado" von Spermatozoen völlig frei.

Was die Fruchtbarkeit der Zebroidenstuten anbelangt, so haben wir bis jetzt keine Tatsachen, die für die Lösung dieser Frage im positiven Sinne sprächen.

In den Jahren 1904 und 1905 haben wir Versuche mit der künstlichen Befruchtung der Pferde angestellt. Es wurden neben den Pferdestuten auch die Zebroidenstuten der künstlichen Befruchtung unterworfen (im ganzen 5 Stück). Im Jahre 1909 wurde derselbe Versuch an 3 Zebroidenstuten gemacht.

In keinem Fall trat Empfängnis ein. Die Unfruchtbarkeit der Männchen stellt also hier, wie auch im Falle der Hybride vom Pferde und Esel (Stephan)[7]), eine Tatsache dar, welche ihren Grund im Fehlen der Geschlechtszellen in den männlichen Geschlechtsdrüsen hat.

Es ist sehr gut möglich, dass die Zebroidenstuten, wie auch die Hybridenweibchen von anderen Vertretern der Säugetiere (Maultiere, Bastarde von der Hauskuh und Bison oder Auerochsen, Hybride von dem Schafe und Moufflon) sich nicht als fortpflanzungsunfähig erweisen werden. Was den Geschlechtsinstinkt und Entwickelung der Geschlechtsorgane anbelangt, so sind diese Eigenschaften sowohl bei den Männchen als auch bei den Weibchen gleich gut ausgeprägt.

Das Wildpferd, *Equus Przewalskii*, stellt eine Art *Equus* dar, welche zuerst von J. S. Poljakoff im Jahre 1881 [8]) beschrieben

6) E. Iwanoff, Künstliche Befruchtung der Säugetiere. Arch. f. Biolog. Wissensch. Bd. XII (in russischer Sprache).

7) Stephan, Sur la structure histologique du testicule du mulet. C. R. de l'Associat. des Anatom. IV Session. Montpellier 1902.

8) Poljakoff, Das Pferd Przewalsky's *Equus Przewalskii* n. sp.) 1881. Herausgeg. von der Kaiserl. Russisch. Geograph. Gesellschaft.

und untersucht wurde. Im Jahre 1898 ist in Russland die erste Partie von lebenden Exemplaren *Equus Przewalskii* (5 Stuten) in den Akklimatisationsgarten von Falz-Fein geliefert worden. Sodann kamen im Jahre 1901 ein Hengst und eine Stute *Equus Przewalskii*, die Eigentum S. M. des Kaisers von Russland waren. Eins von diesen Pferden ist verendet, das andere (der Hengst) wurde dem Herrn Falz-Fein Allerhöchst geschenkt und im Sommer 1904 von Zarskoje-Ssjelo nach „Askania Nova" transportiert.

In „Askania-Nova" gibt es jetzt eine Reihe von Voll- und Halbblutpferden Przewalsky's, die akklimatisiert, völlig abgerichtet sind und gewöhnliche Feldarbeiten verrichten.

Die Frage von der Abstammung der *Equus Przewalskii* und von seiner verwandtschaftlichen Beziehung zum *Equus caballus* ist bis jetzt noch nicht ganz aufgeklärt. Akademiker W. W. Salensky[9]) schreibt in dem Kapitel: „Die Stellung *Equus Przewalskii* in dem System": „Kraniologische und kraniometrische Untersuchungen, ebenso wie Untersuchung des Skelettes und die äußeren Merkmale geben uns die Überzeugung, dass das Pferd Przewalsky's eine besondere, eigenartige Form des Pferdes ist, die eine eigene Art oder Rasse bildet . . . Subgenus *Equus*, welche dem *Equus caballus* am nächsten steht" (S. 66). „Das Pferd Przewalsky's ist eine selbständige Form: eine Art oder Rasse des Genus *Equus*; sie ist den anderen Arten oder Rassen, wie Steppenesel, Kiang, Onager, Esel gleichbedeutend" (S. 67). „Das Pferd Przewalsky's stellt eine Übergangsstufe zwischen Pferd und Esel dar, und das führt uns auf den Gedanken, dass es mehr als irgendwelche andere Arten des Genus *Equus*, sich der ursprünglichen, allgemeinen Form für Pferde, Esel und Halbesel nähert. Darin besteht seine sehr große systematische Bedeutung. In welchem genetischen Zusammenhang steht es mit den Hauspferden? Verdanken irgendwelche bekannte Urahnen derselben ihm ihren Ursprung? Hat es in früheren Zeiten eine größere geographische Verbreitung gehabt als jetzt? Auf all diese Fragen dürfte man nur mit Hypothesen antworten können, aber sogar für solche haben wir sehr wenig vom Tatsachenmaterial" (S. 71—72).

Bezüglich der Abhandlungen von Prof. Noack[10]) schreibt Akademiker Salensky: „Was die Ähnlichkeit des Przewalsky'schen Pferdes mit irgendwelchen Rassen des Hauspferdes anbelangt, so halte ich diese Frage einstweilen für eine offene, weil das Ver-

9) W. Salensky, *Equus Przewalskii* Pol. — Wissenschaftliche Ergebnisse der Reisen N. M. Przewalsky's in Zentralasien. Zoolog. Abteilung Bd. I, Teil 2. Herausgegeb. von der Kaiserl. Akad. d. Wiss., St. Petersburg 1902 (in russischer Sprache).

10) Noack, a) *Equus Przewalskii*. Zoolog. Anz. Nr. 663. b) Die Entwickelung des Schädels von *Equus Przewalskii*. Zool. Anz. Nr. 664.

gleichungsmaterial für die Lösung dieser Frage im allgemeinen sehr ungenügend ist."

Flower[11]) und Hahn[12]) wären bereit, das Pferd Przewalsky's für einen Hybriden vom Kiang und Pferde anzuerkennen. Ewart rechnet *Equus Przewalskii* zu einem von den 3 von ihm aufgestellten Pferdetypen: 1. *Equus Przewalskii* durch 3 Spielarten vertreten (südöstliche, westliche und südliche oder Altaier), 2. *Equus caballus celticus*, 3. *Equus caballus typicus*.

Zur Frage von der Verwandtschaft von *Equus Przewalskii* mit *Equus caballus* siehe auch bei Trouessart[13]). Angesichts solcher offenbaren Meinungsverschiedenheiten in den Ansichten über die Stellung von *Equus Przewalskii* in dem System gewinnt die Frage der Fruchtbarkeit der Hybriden des Pferdes Przewalsky's ein besonderes Interesse.

Die Fruchtbarkeit der Weibchen der Hybriden des Hauspferdes mit *Equus Przewalskii* wurde in Askania-Nova beobachtet und mehrfach bewiesen. Es gelang mir erst im Frühjahr 1909 das Sperma vom Hybridenmännchen (*Equus Przewalskii* ♀, *Equus caballus* ♂, englisches Vollblutrennpferd) zu untersuchen. Das untersuchte Exemplar ist ein 3 Jahre altes Tier. Infolge Unwohlseins durch eine traumatische Verletzung ließ der Hengst zuerst keinen Geschlechtstrieb bei sich wahrnehmen. Nachdem das Tier eine Zeitlang gepflegt wurde, ist es gelungen, es zum Belegen einer Stute anzureizen. Das durch das Schwammverfahren gewonnene Sperma erwies sich reich an sich lebhaft bewegenden Spermatozoen, die der Form nach den Spermatozoen des Hauspferdes ähnlich waren.

Soll das Pferd Przewalsky's als eine besondere Art anerkannt werden, so haben wir also vor uns in seinen Hybriden vom Hauspferde eine interessante Abweichung von der gewöhnlich beobachteten Unfruchtbarkeit der Männchen bei Hybriden des Pferdes z. B. Maultiere, Maulesel, Zebroiden.

Die unbeschränkte Fruchtbarkeit der Hybriden des *Equus Przewalskii* mit dem Hauspferd kann kaum als ein unanfechtbarer Beweis für die Identität der beiden Arten dienen; aber für die Anhänger der engen Verwandtschaft des *Equus caballus* mit *Equus Przewalskii* muss diese Tatsache als eine der festen Stützpunkte dienen.

---

11) Flower, The Horse (Moderne Science, edited by Sir John Lubbock II) zitiert nach Salensky.

12) Hahn, Die Haustiere und ihre Beziehungen zur Wirtschaft des Menschen (nach Salensky).

13) Trouessart, Bull. Mus. Paris 1906.

A reply to a note of W. E. Castle entitled „Russo on sex-determination and artificial modification of the Mendelian ratios".

By A. Russo, University of Catania.

Professor Jordan of Virginia University in the April number of this years American Naturalist made some very favourable remarks regarding my researches on the problem of the determination of sex.

Mr. W. E. Castle in the July number of the same paper criticises in a most unfair manner, both the favourable remarks of Professor Jordan, and the results of my researches.

I take no notice of considerations which are outside the argument and altogether personal, I think it more serious and useful towards the progress of a knowledge of such an important problem, to present the facts, which Castle preoccupied with the theory of the gametic difference, has not taken into consideration.

It must be noted first of all that Castle, in criticising and then denying the results of my researches, cites the testimony of others, when it is elementary that a naturalist before denying natural facts, which is an easy matter seated at a desk, should by personal observations judge the state of things.

He in fact says, that two authors have obtained results contrary to mine, but when I demonstrate that the two authors have not carried out their experiments as they should have, and that therefore their results are erroneous from the point of view to which my researches are directed, I have also demonstrated that the criticism of Mr. Castle is guided by scientific bad faith [1]).

To Punnett, one of the two authors, I have already replied [2]) pointing out that he has only given per os the Lecithine, whereas I have always used injections. To Castle I now reply that chemi-

---

1) The origin and scope of Castle's note is to try and prove at any cost the exactness of the theories of the school to which he belongs, and that is, sex is of a hereditary character, which follows the same Mendelian laws. He says that this theory is to-day accepted by all and that I have revived an old theory, that is of the nutrition and therefore of the action of external agencies on the determination of sex. In all this the bad faith of the author is most clear, as he uses any means to cause his own theory to be believed. It is possible that his theory is to-day accepted by many (certainly not by all, as most recent researches agree with my theory) but this does not demonstrate that it is true, and it is surprising that a man of scientific culture founds his assertions on the favour a theory may have at a certain moment.

Regarding the other insinuation I reply, that theories founded on natural facts are never old, and therefore Castle ought to bear in mind, before fancying a problematic ipotesis, the whole of the kowledge of the problem of sex.

2) Castle speaks of several authors who contradict my researches, whereas it is only Punnett and the student Basile who do so.

cal physiology teaches us that the Lecithine in the digestive tube becomes decomposed and is expelled from the tissues, retaining only a small part of phosphoric-glicerine acid. Experiments made by me in the same way as Punnet gave me up to 1907 the same results from which it is seen that the proportion of the sex does not change.

I give here a statistic in which the whole truth is schown, as Castle wishes, a statistic which up to now I have not thought as necessary to publish.

	1st confinement		2nd confinement	
	♂	♀	♂	♀
1	2	4	3	3
2	2	1	3	5
3	3	4	3	2
4	5	5	4	3
5	3	3	—	—
6	4	2	—	—
7	4	4	—	—
	23	23	13	13

Regarding the researches of the other authors I have demonstrated that they are wrong in having united the rabbits immediately after their confinement, and for this reason there were many embryo deaths, and for the technic of the injection wrongly used, in fact following these injections, as the same author says, several died, others had many and repeated abcesses which were cured by surgery. If all these technical errors, the results of this author, whom Castle calls to his aid, should be taken into consideration, let the impartial reader judge!!!

The accusation however made to me by Castle, and which has also been made to me before by others, is that in compiling my statistics I have chosen confinements in which the sex of the newborn was favourable to my argument.

A propos I must say that, perhaps I had too much faith in the good sense of some readers, who ought to have understood, without any other explanation, that the confinements were not chosen to deceive the public which would have been too simple! . . .

From my publications it is however clearly schown that, in rabbits which are injected, in the first confinement, an increase of ♀♀ is not obtained, because at the moment when the injections had been made the eggs already had acquired a metabolism all to themselves, in this case the effect wished was obtained in the following confinements. These confinements were chosen by me with the sole scope of showing in clearer light the phenomenon

of the increase of births in the female sex following injections of Lecithine, trusting to the commonsense of the good reader.

If Castle does not care to accept this justification as a reason of the choice of sex, I may add that in my researches I have taken into account also the births in the first confinement and that the result confirms the theory of metabolism of the eggs in the production of sex. As I have demonstrated in a recent note[3]) in the first birth of rabbits injected with Lecithine it often happens that not only the ♀♀ do not increase but the ♂♂ are in a great majority, with a general increase in the number of births. The injections of Lecithine have in this case the effect of increasing the general metabolism, of enriching the ovary of plastic material and of impeding the degeneration of the eggs of catabolic type, capable of producing males.

This is a union of facts which Castle, before judging so lightly ought to study well.

Putting now aside this argument, I would like to say that Castle, to discredit the results of my researches, avails himself of a note of Heape who thought that the eggs classified by me as male eggs were degenerated.

Too truly the opinion of Heape is completely erroneous, for the reason that posterior researches have confirmed to me, that in a rabbits' ovary two species of eggs exist, distinguished separately by a special type o Metabolism, that is, eggs of an anabolic or constructive type, containing globules of Lecithine, and eggs of disassimilative or catabolic type, containing crystals of acid fat. I defy therefore Castle to prove unfounded the results of my researches, which I now precise as follows.

1st The injections of Merks' Lecithine (solution of 15—20% in vaseline oil), opportunately made, improve the general metabolism and enrich the eggs with deutoplasmic material.

2nd In the ovary of normal rabbits two species of eggs exist, one of an anabolic, type rich with Lecithine globules, the other of a catabolic type, containing instead crystals of acid fat.

3rd The eggs of a catabolic type are more easily subject to degeneration, the last stage of which is fatty degeneration.

4th The catabolic eggs at the beginning of the catabolic process give males; when the degeneration begins the eggs can still be fertilized giving dead embryo of male sex.

5th The eggs rich with deutoplasmic globules of the anabolic type give females, this is demonstrated from the fact that, after

3) Russo. Sui prodotti del diverso tipo di metabolisms osservato nelle ova della coniglia e sul loro valore per il problema della sessualita. Arch. di Fisiologia-Firenze 1910.

the injection of lecithine many eggs are rich with nutricious material, and at the same time increase the births of female sex.

6th In the first confinement after the treatment with Lecithine often, instead of an increase of the ♀♀ the ♂♂ increase, in this case the increase of the ♀♀ will take place in the following confinement.

7th In general after the Lecithine treatment there is an increase in the number of births.

Regarding the criticism which Castle makes against me as to the cases of deviation from Mendel's law of prevalence, I must above all declare that my researches on this argument were made with the scope of giving reasonable interpretation to this same law. I wanted that is, to prove, if, by the production of the young with a prevalent character, only the chromosomes would be imputable or if it were not a question of general metabolism; that such metabolism belongs to protoplasm or to elements which figure in the nucleus, it does not matter for the demonstration of the principle which moves my researches.

Some cases in fact, contrary to the affirmation of Castle, cannot be explained by the chromosomic theory or from omo et eterozigoti, as is demonstrated in a case referred to a himalayan female rabbit which was crossed for three generations with the same black male and which should always have given young of the same character, on the contrary, while in the first generation it gave young of a black character, in the second and third generation, the female having been injected with lecithine, gave birth to young of maternal character, and others of a mixed character (paternal and maternal). Castle preoccupied always with the idea of condemning my researches, gets out of this, by supposing that the black male is eterozigo with regressive character, white, black and mixed, which would explain the birth of the young with such a character. But this should have occurred from the first generation, as is known by the elements which govern Mendel's laws and which Castle ought to know.

In conclusion if Castle has no other argument to render more consistent and less pettyfoggy his criticism, I must believe that my researches are of some signification which Castle cannot or will not understand, and that they open a new way in biological researches as has already been declared by valient contemporary biologists.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen. Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. **15. Januar 1911.** **№ 2.**

Inhalt: **Franz**, Was ist ein höherer Organismus? (Schluss). — **Werner**, Über die Schlafstellung der Fische. — **Escherich**, Zwei Beiträge zum Kapitel „Ameisen und Pflanzen“. — **Russo**, Über den verschiedenen Metabolismus der Kanincheneier und über ihren Wert für das Geschlechtsproblem. — **Bertel**, Ein einfacher Apparat zur Wasserentnahme aus beliebigen Meerestiefen für bakteriologische Untersuchungen. — Nathansohn, Der Stoffwechsel der Pflanzen. — Weichardt, Jahresbericht über die Ergebnisse der Immunitätsforschung. — Ehrlich, Enzyklopädie der mikroskopischen Technik. — Druckfehlerberichtigung.

Was ist ein „höherer Organismus“?

Von **Victor Franz**, Frankfurt a./M.

(Schluss.)

2. In der allgemeinen Vorstellung vom Organismenreiche. Es ist eben eine falsche Vorstellung, dass das Organismenreich aus Formen von verschiedener Höhe, von verschiedenem Vollkommenheitswerte bestünde, es liegt darin eine Verkennung der in Wirklichkeit vorhandenen Mannigfaltigkeit der vielen, untereinander gleichwertigen, aneinander nicht messbaren Objekte.

Es ist allerdings vielleicht ganz gut, dass wir eine im großen ganzen innegehaltene, konventionelle Reihenfolge der Aufzählung der Organismen haben, wir dürfen ihr aber nicht den Sinn einer Skala beilegen, uns auch nicht dogmatisch auf die Festlegung gewisser Punkte, z. B. des Endpunktes (des Menschen), versteifen.

Freilich könnte sich bei behutsamer Prüfung jeder selbst von dem wirklichen Verhalten überzeugen, aber dies geschieht bis heute noch sehr häufig nicht. Teils machen wir uns nicht recht klar, dass die Worte höher und nieder in Wirklichkeit nichts Objektives, Immanentes bezeichnen, teils werden, wie wir oben sahen, bis in die allerneueste Zeit hinein Versuche unternommen, die Stufenfolge

objektiv zu erweisen, teils glaubt man, die anerkannte Stufenfolge häufig zu einseitig als die Abstufung der Differenzierung betrachten zu dürfen, und dann kommt man leicht zu Behauptungen, wie beispielsweise zu der von M. Weber im Anfange seiner „Säugetiere“ ohne jeden Beweis aufgestellten, dass die Komplikation des Körperbaues, gemessen an der Größe des Unterschiedes zwischen der einfachen Eizelle und dem fertigen Organismus, nirgends größer sei als bei Säugetieren, oder man sieht enorme Unterschiede des Differenzierungsgrades in die Stufe zwischen Säuger und Fisch hinein, statt nur sehr geringe, u. s. w.

Es ist kein Wunder, dass diese allgemeinen falschen Vorstellungen wiederum einen rückwirkenden Einfluss auf speziellere Vorstellungen ausüben. Zunächst

3. in der Abstammungslehre, indem man z. B. „aus der Amöbe im Laufe der Jahrmillionen den Herrn der Schöpfung hervorgehen“ zu sehen glaubt.

Unzählige Male kehren diese oder ähnliche Worte bei den heutigen Biologen wieder, ohne Anstoß zu finden. Das Zitat ist aus Plate's „Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung“, 3. Aufl., 1908, S. 466 entnommen, gibt also durchaus nicht etwa eine heute bloß noch in Laienkreisen gebilligte Ansicht wieder, sondern entstammt der Feder unseres konsequentesten und logischsten Denkers auf dem Gebiete der Abstammungslehre. Die viel detaillierteren Ahnenreihen des Menschen, welche Haeckel konstruiert, z. B. Leptocardier-Selachier-Amphibien-Amnioten-Ornithodelphien-Didelphien-Prosimien-Catarrhinen-Lipocercen (Gen. Morph. Bd. 2, S. 428) oder Protisten-Gastreaden-Helminthen-Acranier-Cyclostomen-Selachier-Dipneusten-Stegocephala-Proreptilien-Monotremen-Prodidelphia-Prochoriata-Gynopitheca-Anthropomorpha (System. Phylog. Bd. 3, 1895, S. 619—621) — diese Ahnenreihen brauchen wir heute kaum mehr zu diskutieren. Denn wer wird heute noch annehmen, dass der Mensch in seiner phylogenetischen Entwickelung wirklich ein Leptocardier-, ein Selachierstadium u. s. w. durchgemacht hatte, aber es ist wirklich schwer, sich jetzt darüber klar zu bleiben, was die Abstammungslehre wirklich über die Vorfahren des Menschen auszusagen vermag. Ein einzelliges Vorstadium, eine gastrea-ähnliche Form, der das Mesoderm noch fehlt, sowie die Entwickelung vom kugeligen Organismus über den radiären zum bilateralen werden wir wohl noch am ehesten annehmen müssen. Aber z. B. von der immer betonten Abstammung des Menschen von fischähnlichen Vorfahren dürfte sich weiter nichts aufrecht erhalten lassen als die Annahme, dass die terrestrischen Vertebraten von wasserbewohnenden abstammen. Nur in diesem Sinne sind die Säuger weiter als die Fische von den gemeinsamen Stammeltern beider entfernt. Aber dieses Korn mutmaßlicher Wahrheit in den Abstammungs-

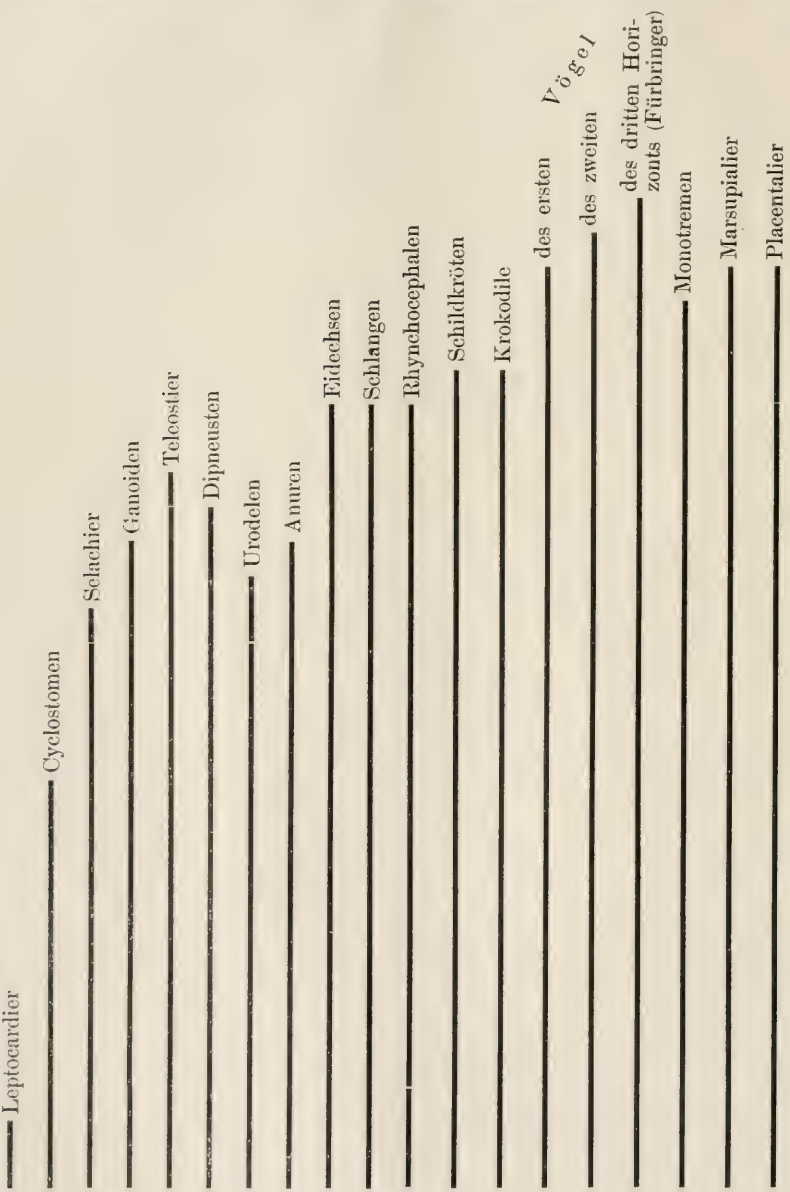
hypothesen wird gänzlich verschleiert durch die viel weitergehende Anordnung der Tiere nach Stufen.

Dass der Mensch nicht „vom Affen“ abstammt, d. h. nicht von heute lebenden Affen, dass diese Behauptung ebenso falsch wäre wie die gegenteilige, dass Affen von Menschen abstammten, darüber sind sich wohl heute nicht nur die Forscher, sondern auch die Laien klar. Aber die Abstammung des Menschen von der Amöbe darf man heute wohl immer noch aussprechen? Und wenn man einmal sagen wollte, die Amöbe stammte vom Menschen ab, wäre das ganz sinnlos? Gewiss, aber doch kaum sinnloser als die Behauptung der Abstammung des Menschen von der Amöbe! Auch die Amöbe ist ein durchaus spezialisiertes Gebilde. Ihre Differenzierung in Endo- und Exoplasma kehrt durchaus nicht bei den vermeintlich höheren Formen (Metazoen u. s. w.) wieder. Und wenn man ihre Pseudopodien nicht als Organe betrachten will, so ist doch der physiologische Vorgang der amöboiden Bewegung durchaus eine Sache für sich und nicht das Vorstadium der Muskelbewegung. Also ist die Amöbe nicht das Vorstadium für irgendein Tier. Im besten Falle bleibt wahr, dass Vielzellige von Einzelligen abstammen. Warum gebraucht man statt dieser klaren Ausdrucksweise immer wieder die ganz unklare, die wir oben zitierten?

Würde man sich vor subjektiven Abschätzungen der „Höhe“ hüten, so würden auch die Stammbäume mehr besagen, als sie es bis heute großenteils tun. Zeichnet man von irgendeiner größeren oder kleineren Organismengruppe einen Stammbaum und stellt man dabei die einzelnen Formen in verschiedene Höhe, so hat das offenbar nur dann einen Sinn, wenn vorher gesagt wird, dass der Höhenabstand etwas ganz Bestimmtes bezeichnen soll, sei es den Differenzierungsgrad oder das mutmaßliche geologische Alter oder sonst etwas. Im einen Falle würde der Stammbaum einer Tiergruppe ganz anders aussehen als im anderen. An Differenzierung stehen z. B. die Cephalopoden den Wirbeltieren nicht nach, an geologischem Alter aber kommen sie viel tiefer. Im üblichen Stammbaum des Tierreiches aber, namentlich der Wirbeltiere, bezeichnet der Höhenabstand nichts Bestimmtes, sondern nur jenes Sammelsurium von Kriterien, welche in Summa den Grad der Menschenähnlichkeit ausmachen. Denn wenn die Höhenabstände den Differenzierungsgrad wiedergeben wollten, wie wir oben andeuteten, dann müssten die Knochenfische höher stehen als die Amphibien, wenn sie das geologische Alter versinnlichen wollten, dann kämen die Vögel sicher über die Säuger, weil sie jüngeren Ursprungs sind. Da nun die Höhenunterschiede tatsächlich nur die vermeintliche Stellung in der Stufenfolge, also in Wahrheit den Grad der Menschenähnlichkeit wiedergeben, so ist solch ein Stammbaum nicht geeignet.

wirkliche Verhältnisse zu veranschaulichen, sondern nur unwirkliche vorzutäuschen.

Um nicht lediglich destruktiv vorzugehen, sondern auch etwas Positives zu bieten, habe ich, so gewagt es mir auch schien, in Fig. 1 durch senkrechte Striche den Differenzierungsgrad der verschiedenen Abteilungen des Wirbeltierstammes symbolisch angedeutet, natürlich überall den Differenzierungsgrad, welcher bei mög-



lichst gleichmäßiger Betrachtung aller Merkmale des Tieres hervorspringt, nicht den, welcher vorhanden scheint, wenn man, wie üblich, hauptsächlich die Momente betont, welche Annäherungen an die Organisation des Menschen darstellen. Man mag nun wie man wolle die einzelnen Gruppen durch nach unten zusammenlaufende, den Stammbaum darstellende Linien verbinden, in jedem Falle wird der Stammbaum dann anzeigen, bis zu welchem Differenzierungsgrade es die einzelnen Gruppen gebracht haben, wogegen gerade hierin der übliche, im Menschen gipfelnde Stammbaum zu Täuschungen führt.

Wie man sieht, sind in vorstehendem Diagramm die Säuger und Vögel summarischer behandelt als die Kaltblüter, indem von diesen die einzelnen Ordnungen, von jenen nur die größeren Abteilungen namhaft gemacht sind. Dies geschah in erster Linie aus Gründen der Raumersparnis, ist aber auch wohl insofern berechtigt, als die Ordnungen der Vögel und die der Säuger unter sich weniger Formunterschiede und demgemäß auch vielfach weniger Unterschiede des Differenzierungsgrades aufweisen als die Ordnungen der Kaltblüter untereinander. Es scheint nämlich, als ob man bei den Vögeln und Säugern infolge der vorzugsweisen Beachtung, die man ihnen von jeher schenkt, mit der Zuerkennung des Ranges der Ordnung etwas freigebiger umgehe als bei den Kaltblütern.

Übrigens bin ich mir vollkommen klar darüber, daß die Abschätzung des Differenzierungsgrades etwas höchst Subjektives, von mathematischer Strenge weit Entferntes ist, jedoch angesichts der großen Differenzierungsunterschiede, die es im Organismenreiche gibt, wohl kaum etwas ganz Ungeeignetes. Ein hochgradig exaktes Maß für den Differenzierungsgrad könnte wohl die Oberflächengröße bezogen auf eine entsprechende Volumgröße gewonnen nach einer mikrotechnischen Methode. Es kann sich aber gewiß empfehlen, solche Messungen vorzunehmen, da wir für die meist viel wichtigeren Grade der Differenzierung ein ähnlich genaues Maß nicht finden werden. Es muß hier bei subjektiven Schätzungen bleiben und wir können uns in vielen Fällen recht gut mit ihnen behelfen. Entbehren können wir den Begriff der Differenzierung nie.

Etwas Ähnliches ist über den „Formenwert" der Organismen zu sagen, der nach Haacke[11]) an zwei Faktoren zu bemessen ist, 1. der Größe des Organismus und 2. der Kompliziertheit der Differenzierung, die Verhaeck nicht vollständig von Haeckel auffasst. Unzweifelhaft kann man, wenn man will, die Tiere oder Pflanzen in einer Stufenfolge nach ihrem Formenwert ordnen, und bei der klaren, nichts präjudizierenden Präzisierung der Begriffe ist es kein Wunder, daß dieser Autor nicht gerade wie jeder andere zu dem bestimmten Schlusse kommt, daß der Mensch die höchste Stufe einnähme. Doch betont er auch keineswegs, daß diese Auffassung irrig wäre, und nur zu deutlich bemerkt man ferner, daß die Stufenfolge der Formenwerte sich bei Haacke mit der anerkannten Stufenfolge in höherem Grade deckt als mir es berechtigt schiene, und dies dürfte daran liegen, daß auch Haacke, der alten Gewohnheit folgend, namentlich bei den Wirbeltieren immer gerade diejenigen Differenzierungen am stärksten betont, welche in Wirklichkeit Annäherungen an die Organisation des Menschen darstellen.

Ein anderes Gebiet, worin die allgemeine Vorstellung der Stufenfolge rückwirkend speziellere falsche Vorstellungen erzeugt, ist

4. die Systematik. Ich denke namentlich an folgendes: Alle Systematik der Säugetiere hat bisher zu dem Ergebnis geführt, daß

11) W. Haake: Grundriss der Entwickelungsmechanik. Leipzig 1897.

der Mensch ans eine Ende der Reihe gehöre. Man kann dies gut begründen mit denjenigen Merkmalen, deren Vergleichung eben dieses Resultat ergibt. Es sind dies nicht nur das Gehirn, sondern in hohem Grade auch das Urogenitalsystem. Aber ob man auf Grund anderer Organe nicht eine ganz andere Reihenfolge ebensogut begründen könnte, diese Frage ist infolge der allzu selbstverständlich erscheinenden Gipfelstellung des Menschen noch nie erörtert worden. Mir scheint z. B., dass nach Ausbildung des Darmtraktus, der Fußbildung und der Kopfbewehrung entschieden die *Ruminantia* eine ähnliche Gipfelstellung einnehmen. Diese Organe für minder wichtig zu erachten als jene, welche die Reihe zum Menschen hinführen, ist wahrscheinlich nichts weiter als die alte petitio principii. Das übliche System der Säuger ist also vielleicht durchaus ein erzwungenes; mindestens aber fehlt bisher der Nachweis, dass es kein erzwungenes ist. — Das Gleiche gilt nun wiederum in weiterem Maße für die Wirbeltiere, für die Tiere überhaupt.

5. In der Morphologie oder vergleichenden Anatomie hat das alte Rezept, man müsse zur Ergründung der Phylogenese eines Organs einfach sein Verhalten bei einem Selachier nachsehen, sicher in hunderten von Fällen zu Fehlern geführt. Denn wo man auch nur hinblickt, stößt man auf solche Irrtümer. Man wird nicht erwarten, dass ich hunderte von solchen Fällen nenne, denn das hieße, die ganze vergleichende Anatomie revidieren. Aber einige Beispiele als Belege des Gesagten kann man von mir verlangen. Edinger[12]) glaubte auf diese Weise die Darmdrüsen der Säuger als Differenzierung der Schleimhautfalten der Fische betrachten zu dürfen. Die Folge der falschen Problemstellung (von der er selbst erzählte) war ein falsches Ergebnis. Falten und Drüsen sind seither beide als Gebilde sui generis erwiesen worden. — Den Fächer des Vogelauges glaubte man vom Processus falciformis des Fischauges ableiten zu können, als ob fast zu erwarten wäre, dass das komplizierte Gebilde des Vogelauges in vereinfachter Form im Fischauge wiederkehren müsse. Ich selbst habe den Nachweis erbracht, dass Fächer und Stichelfortsatz von Grund aus ganz verschiedene Gebilde sind[13]). B. Haller[14]) bemüht sich, das Gehirn der Wirbeltiere „von niederen Zuständen aufsteigend zu verstehen“ und untersucht zu diesem Zwecke *Salmo*, *Scyllium*, *Emys* und *Mus*. Wir

12) L. Edinger: Über die Schleimhaut des Fischdarmes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13, 1876.

13) V. Franz: Das Vogelauge. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. 1910. — Ders. Der feinere Bau des Processus falciformis im Fischauge. Arch. f. vergl. Ophthalmologie. Zurzeit im Druck.

14) B. Haller: Vom Bau des Wirbeltiergehirnes. I. Teil: *Salmo* und *Scyllium*. Morphol. Jahrb. Bd. 26, 1898, 2. Teil: *Emys*, ebenda Bd. 28, 1900, 3. Teil: *Mus*, nebst Bemerkungen über das Gehirn von *Echidna*. Ebenda Bd. 28, 1900.

verdanken ihm viele vortreffliche Beschreibungen und Zeichnungen, aber kaum eine Erleichterung des Überblicks, denn der Grundgedanke, dass das Fischhirn ein für allemal die niedersten Zustände aufweisen müsse, das Säugerhirn die höchsten, trifft eben nur für die Großhirnrinde und die von ihr direkt abhängigen Teile zu. Alle „paläencephalen" Teile bilden eben, wie Edinger[15]) gezeigt hat, keine der anerkannten Stufenfolge konforme Reihe, sondern sie weisen bei den „niederen" Formen oft viel mehr Eigenheiten auf als bei den „höheren".

Während in der Morphologie somit noch fast auf Schritt und Tritt der Anschauung begegnet wird, dass vom Säugetier nach Abzug so und so vieler Teile im wesentlichen ein Amphibium oder Fisch übrig bliebe, ist man in vielen Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie etwas mehr den Eigenheiten der verschiedenen Organismen (Fische, Würmer, Mollusken) gerecht geworden.

6. In der vergleichenden Physiologie gibt es indessen auch eine sehr bekannte Kategorie von Erscheinungen, die man ganz gezwungenerweise als Grundlage „höherer" Funktionen hinstellen will: die Tropismen oder Taxen, eine Art des Reagierens, die in der Physiologie des Menschen gar keine Rolle spielt. Es wird noch viel Arbeit kosten, das Wesen der Tropismen in allen Einzelfällen zu ergründen, und ich selbst bin damit bemüht[16]), aber schon jetzt kann man sagen, dass der Glaube an Tropismen als allereinfachste und für das Verständnis der komplizierteren Erscheinungen grundlegende Reflexe, die hauptsächlich an den niederen Tieren gut studiert werden könnten, irrig ist und sich nur auf der Basis der Idee von den „niederen Tieren" überhaupt bilden konnte. Wahrscheinlich wird sich vielfach ergeben, dass die Tropismen darum um so deutlicher in die Erscheinung treten, je niedriger, d. h. je weiter vom Menschen verwandtschaftlich entfernt die Versuchsobjekte sind, weil man eben in diesem Maße ihren Eigenheiten weniger gerecht wird und verhältnismäßig um so roher mit ihnen experimentiert, wobei die Kleinheit der meisten dieser Wesen doch ein ganz besonders fein dosierendes Experimentieren erforderte. Wo es daran fehlt, kommen eben die so auffälligen, nach der Reizquelle orientierten Reaktionen ganz natürlicherweise zustande.

Manche Autoren sind geneigt, die ganze Protozoenphysiologie ähnlich zu beurteilen, wie hier mit der Tropismenphysiologie geschehen. In einigen Fällen, so z. B. wenn man die Muskelbewegung von der amöboiden Bewegung ableiten will, oder bei der Lehre vom körnigen Zerfall ist zweifellos große Vorsicht am Platze.

15) L. Edinger im Lehrbuch der vergl. Anatomie des Gehirns.

16) V. Franz: Phototaxis und Wanderung. Internat. Revue f. d. ges. Hydrobiologie und Hydrographie Bd. 3, 1910. — Ders.: Beiträge zur Kenntnis der Phototaxis. Ebenda Bd. 4, 1910.

Andere Probleme, z. B. die des Stoffwechsels der Zelle, können dagegen wohl tatsächlich beim Protozoon in mancher Hinsicht leichter studiert werden als bei den Metazoen. In jedem Falle wird eine gewisse Vorsicht bei der ganzen Protozoenphysiologie auch von dem hier dargelegten Standpunkte aus angebracht erscheinen.

7. Auf das hypothetische Gebiet der vergleichenden Psychologie will ich mich hier nicht nochmals wagen, schon oben wurde ja gesagt (S. 11), dass man vielleicht dem Menschen auch in psychologischer Beziehung eine zu ausgezeichnete Stellung anweist, und wenn dies der Fall sein sollte, dann wäre der Glaube an das „Höhere" und „Niedere" auch hierfür verantwortlich zu machen.

8. In der Morphologie und Histophysiologie. Nicht nur besondere, „niedere" Reaktionsweisen, sondern auch eine besondere, „niedere" Art Plasmas, wird gelegentlich den „niederen Tieren" vindiziert. So lesen wir z. B. bei M. v. Lenhossek[17]) die folgenden Worte, die sicher von vielen Seiten als durchaus befriedigende Erklärung empfunden werden, obgleich sie das durchaus nicht sind: „Ich erblicke in der reicheren Gestaltung der Neurofibrillen (welche Verfasser als Stützgebilde betrachtet) das Zeichen einer höheren, weiter fortgesetzten Differenzierung der Nervenzellen . . . Auch die Neuroglia des Zentralnervensystems zeigt bei höheren Tieren eine unendlich reichere Entfaltung als bei niederen. Man kann sich sehr leicht vorstellen, dass ein höher organisiertes Plasma auch ein vollkommeneres, leistungsfähigeres Stützgerüst braucht." Ich bedauere sehr, unter einem „höher organisierten Plasma" kann ich mir garnichts vorstellen! Es ist sehr interessant zu erfahren, dass Neurofibrillen und Neuroglia bei Warmblütern reicher entfaltet sind als bei Kaltblütern, aber noch interessanter wäre es — und das wäre auch wichtig für den, der, wie Lenhossek, die physiologische Bedeutung der Neurofibrillen erörtern will — zu wissen, warum dies so ist, und vor dieser Frage hat der Autor Halt gemacht, weil ihm der Hinweis auf die vermeintlich höhere Natur des Plasmas vollauf genügte.

Solches gilt aber nicht nur für dieses sicher etwas willkürlich herausgegriffene Beispiel, sondern noch in viel weiterem Umfange. Es zeigt sich so, dass die Theorie der Stufenfolge das genaue Gegenteil von einer fruchtbaren Arbeitshypothese ist, sie ist ein Hemmschuh. Weshalb haben unter den Würmern die einen ein Cölom, die anderen nicht? Weshalb gibt es Tiere mit und ohne Mesoderm? Weshalb tritt bei den Anthozoen die bilaterale Symmetrie

17) M. v. Lenhossek: Über die physiologische Bedeutung der Neurofibrillen. Anat. Anz. Bd. 36, 1910, S. 267. NB. Die Kritik, die ich hier an dem einen Passus übe, trifft nicht im mindesten die übrige Arbeit des Verfassers.

auf, die merkwürdige Eigenschaft, die wir sonst nur bei kriechender oder schreitender Lebensweise sich entwickeln sehen? Weshalb machen von den Krebsen die einen ein Naupliusstadium durch, die anderen ein Zoëastadium durch? Weshalb haben sich aus den Knorpelfischen Ganoiden und Teleostier entwickelt? Was bedeutet dies alles vom Gesichtspunkte der Anpassung aus? Die Antworten, die man bisher auf diese Fragen gibt, beschränken sich auf den Hinweis auf den Fortschritt der Entwickelung „zu höherer Vervollkommnung". Dass wir aber derartige Fragen in einer viel befriedigenderen Weise beantworten können, so dass wir sehen, es musste die und die Entwickelung eintreten, nicht als Vervollkommnung, sondern als notwendige Anpassung, das habe ich oben für einige Fragen: die des Unterschieds im Differenzierungsgrade zwischen Tier und Pflanze, die Frage der Knochenstruktur, der Blutwärme, der Gehirnbildung gezeigt (S. 18). Aber viele weitere Fragen, so die eben zuvor genannten, sind noch völlig ungelöst. Ein großes, noch unbearbeitetes Gebiet liegt vor uns. Der Weg zu seiner Erschließung liegt darin, dass wir uns nie mit dem Hinweise auf den „Fortschritt zur Vervollkommnung" zufrieden geben, sondern in jedem Falle die vollkommene Harmonie zwischen Form und Funktion zu ergründen suchen.

Über die Schlafstellungen der Fische.

Von Dr. F. Werner (Wien).

In dem von ihm bearbeiteten Teile des Bandes der „Cambridge Natural History", welcher die Knochenfische behandelt, hebt G. A. Boulenger (p. 673) die vielleicht nur wenigen Zoologen bekannte Tatsache hervor, dass bei den Labriden (Lippfischen) eine wirkliche Schlafstellung vorkommt, wobei sich das Tier auf die Seite legt und unbeweglich verharrt. Ich habe nun sowohl im Freien als auch im Aquarium mehrfache Beobachtungen über die Schlafstellungen anderer Fische gemacht und will nun in Kürze darüber berichten.

Vor allem möchte ich bemerken, dass sich meine Beobachtungen ausschließlich auf Welse (Siluriden) und Schmerlen (Acanthopsiden) beziehen, also auf zwei nahe verwandte Familien von Fischen, wobei ja noch hervorzuheben ist, dass die Schmerlen von allen Cyprinoiden den Welsen zweifellos am nächsten stehen. Trotz dieser Verwandtschaft sind aber die Schlafstellungen überall verschieden, so dass also wohl das Bedürfnis nach Schlaf zwar in der ganzen Gruppe vorhanden ist, die Art und Weise der Befriedigung desselben in jeder Gattung selbständig sich ausgebildet hat.

Boulenger erwähnt in „The Fishes of the Nile" (Zoology of Egypt, 1907) auf Seite 382, dass die merkwürdige Erscheinung, die

bei zwei Panzerwelsen des Nils (*Synodontis batensoda* Rüppell und *S. membranaceus* Geoffroy) beobachtet wird, dass nämlich die Bauchseite dunkler gefärbt ist als die Rückenseite, mit der Gewohnheit, auf dem Rücken zu schwimmen, zusammenzuhängen scheint. „Diese Gewohnheit, den alten Ägyptern bekannt, die ihn häufig in jener Stellung abbildeten, ist von Geoffroy beschrieben worden, welcher sagt, dass sie nahezu beständig auf dem Rücken schwimmen, wobei sie ganz bequem sowohl vorwärts als seitwärts sich bewegen können; werden sie aber beunruhigt, so drehen sie sich in die normale Stellung herum, um schneller entfliehen zu können. Diese Beobachtungen sind durch Mr. Loat bestätigt worden." Auch Marno, der eine große Menge von *S. membranaceus* an das Wiener Museum sandte, hat angegeben, dass er diesen Fisch nie anders als mit der Bauchseite nach aufwärts angetroffen habe.

Dieses Bedürfnis nach einer Ruhestellung an der Wasseroberfläche hängt zweifellos damit zusammen, dass die *Synodontis*-Arten zum mindesten in den ersten Lebensjahren vielfach Oberflächenfische sind (während die Siluriden ja sonst mit Recht als typische Grundbewohner gelten), dabei aber in der Ausbildung ihres Flossensystems in keiner Weise von solchen typischen grundbewohnenden Fischen abweichen. Es ist klar, dass einem Fisch dieser Art, der einmal den nicht unbeträchtlichen Weg an die Oberfläche zurückgelegt hat, wo er sich anscheinend sehr wohl fühlt, ein Modus, sich auszuruhen, ohne wieder auf den Grund gehen zu müssen, sehr willkommen ist, wobei ich ganz von der Erörterung der Frage absehe, warum ein solcher Fisch bequemer auf dem Rücken als auf dem Bauche schwimmt — eine Frage, die nur durch Studium der anatomischen Verhältnisse gelöst werden kann, wozu mir derzeit Material fehlt.

Damit ist aber freilich noch nicht bewiesen, dass es sich hier um eine Schlafstellung handelt; ein solches „Sonnen" an der Wasseroberfläche kennt man ja auch von Haien, speziell von *Cetorhinus maximus*, dem „basking shark", ohne dass man diese Gewohnheit mit Schlaf in Zusammenhang bringt. Nun habe ich aber eine dritte *Synodontis*-Art (*S. nigrita* Cuv. Val.) bei Mongalla am oberen Nil nicht selten beobachten können und zwar vorwiegend in kleineren Exemplaren. An einer kleinen, schilfumwachsenen Stelle, wo ich auch mein erstes Exemplar des zierlichen Panzerwelses *Andersonia leptura* erbeutete, konnte ich in den Vormittagsstunden häufig diesen grauschwarzen, schwarzpunktierten Wels langsam vorbeitreiben sehen, anscheinend völlig bewegungslos und auch auf Würfe mit kleinen Steinchen, wenn sie nicht den Fisch selbst trafen, nicht reagierend. Es gelang mir ein einzigesmal, zwei kleine Exemplare, die mir in einem großen Blechkübel lebend gebracht worden waren, genauer zu beobachten; die Kiemendeckelbewegungen waren viel

langsamer als sonst, die Brustflossen waren horizontal ausgebreitet, aber nicht gesperrt, wie bei Exemplaren von *S. schall* Bloch, die vor dem Verenden im sauerstoffarmen Wasser an die Oberfläche kommen und hier ebenfalls bauchaufwärts dahintreiben. Wohl aber konnte man die Sperrung der Brustflossen sofort beobachten, wenn man den Fisch mit einem plötzlichen Griff erwischte und aus dem Wasser nahm.

Nach dem, was ich unter günstigeren Verhältnissen bei *Amiurus* im Aquarium sah, zweifle ich nicht, dass sich diese *Synodontis*-Arten in einem allerdings nicht sehr festen Schlaf befinden, wobei sie auch das Gleichgewicht regulierende Bewegungen der Brustflossen und der Schwanzflosse ausführen, aber nur durch direkte Berührung oder starke Wellenbewegung aufgeweckt werden.

Was meine Beobachtungen an dem kleinen, allgemein bekannten nordamerikanischen Zwergwels (*Amiurus nebulosus*) anbelangt, so stützen sie sich auf eine Anzahl jüngerer Exemplare, die ich nacheinander, zum Teil jahrelang, im Aquarium hielt. Es fiel mir anfangs öfters auf, dass ein oder das andere Exemplar, halbmondförmig gekrümmt, unter vollständiger Sistierung der Atembewegung entweder frei an der Wasseroberfläche schwebte oder an einer Wasserpflanze hing. Im Anfang war ich regelmäßig davon überzeugt, dass der Fisch tot sei, doch belehrte mich eine blitzschnelle Bewegung des Tieres, das sofort in der Cabombavegetation des Aquariums verschwand, dass ich mich geirrt hatte. Von einem krankhaften Zustande kann keine Rede sein, auch dasjenige Exemplar, das ich am häufigsten in dieser Stellung beobachtete, lebt noch heute bei mir in meinem Aquarium und hat niemals irgendwelche Krankheitssymptome gezeigt, sondern ist ebenso munter, fresslustig und unversehrt wie die anderen. Die Schlafstellung dieses Welses ist so verblüffend, dass niemand ein derartig zusammengekrümmtes, völlig bewegungsloses Tier für lebend halten würde. Von der Annahme einer besonderen Schutzstellung können wir hier wohl absehen; in dieser Stellung ist gerade die helle Bauchseite sehr deutlich, während der Fisch, in normaler Weise auf dem Schlammgrunde ruhend, nicht leicht gesehen werden kann.

Die letzten von mir beobachteten Fälle von Schlafstellung betreffen zwei einheimische Cobitiden, *Misgurnus fossilis* und *Cobitis taenia*, die ich sowohl im Freien als auch im Aquarium lange Zeit beobachten konnte. Beide Arten traf ich gelegentlich fast regungslos auf dem Rücken liegend an, und auch in diesem Falle erwies sich die Zahl der Kiemendeckelbewegungen als so gering, dass ich von meinen Kindern öfters aufgefordert wurde, den „toten Fisch“ aus dem Aquarium zu entfernen. Eine leichte Berührung genügte aber auch in diesen Fällen, den Fisch zu erwecken und zum schleunigsten Verschwinden zu veranlassen.

Im Zusammenhange mit der in den meisten behandelten Fällen beobachteten Erscheinung, dass mit der Schlafstellung Rückenlage verbunden war, drängt sich die Frage auf, ob hier nicht dieselbe Erscheinung vorliegt, die wir bei Eidechsen, Fröschen, ja auch bei Schlangen hervorrufen können, indem wir sie auf den Rücken legen und kurze Zeit in dieser Lage festhalten. Die Tiere bleiben dann, schwer, aber langsam atmend, unbeweglich, oft mit geschlossenen Augen liegen und auch ganz frisch gefangene Eidechsen machen keinen Versuch, zu entfliehen, wenn man die Hand wegzieht, kehren sich aber sofort um, wenn man sie berührt. Wir sehen hier wie dort dieselben Erscheinungen: Ausbreitung der paarigen Gliedmassen, Verlangsamung bis (bei Fischen) völlige Sistierung der Atmung, Wiedererwachen bei Berührung. — Bemerken möchte ich zum Schlusse noch, dass diese Schlafstellungen ausnahmslos nur bei sehr warmem Wetter oder in sauerstoffarmem Wasser (wie bei *Misgurnus* im Freien in austrocknenden Wassergräben nächst dem Neusiedlersee in Ungarn) beobachtet wurden.

Es wäre sehr zu wünschen, wenn die heute so zahlreichen Liebhaber und Züchter von Zierfischen, denen wir bereits so viele interessante Aufschlüsse über die Lebensweise vieler Süßwasserfische verdanken, auch dieser, wenigstens bei Welsen sicherlich weitverbreiteten Eigentümlichkeit Aufmerksamkeit schenken würden.

Zwei Beiträge zum Kapitel „Ameisen und Pflanzen".

Von K. Escherich.

I.

„Ameisenpflanzen".

Während bis vor einem Dezennium die Delpino-Belt-Schimper'sche Ameisenschutztheorie als gut begründet galt und nur ganz vereinzelt angezweifelt wurde, mehren sich in neuerer Zeit die Stimmen, welche gegen jene Theorie Front machen, und die teilweise sogar soweit gehen, die Existenz „myrmekophiler" Pflanzen überhaupt zu leugnen. — Den Reigen der entschiedenen Gegner eröffnete Rettig[1]), der die Ergebnisse seiner kritischen Studien in dem Satz zusammenfasste: „Es gibt wohl Pflanzenameisen in Hülle und Fülle, aber wenig oder überhaupt gar keine Ameisenpflanzen." — Dann folgten Ule[2]), Fiebrig[3]) und v. Ihering[4]), welche durch

1) Rettig, Ernst, Ameisenpflanzen — Pflanzenameisen. In: Beiheft z. Bot. Centralbl. 17 (1904).

2) Ule, E, Ameisenpflanzen. In: Bot. Jahrb. Bd. 37, 1906, p. 335—352. Taf. VI u. VII.

3) Fiebrig, Karl, *Cecropia peltata* und ihr Verhältnis zu *Azteca Alfari* etc. In. Biol. Centralbl. XXIX, 1909.

4) Ihering, H. v., Die Cecropien und ihre Schutzameisen. In: Engler's Bot. Jahrb. 39 (1907, Bd. 3—5, p. 666—714. Taf. VI—X).

neue eingehende Beobachtungen in Südamerika das bisher als am besten fundiert gehaltene Gebäude der Symbiose „*Cecropia-Azteca*" zu Fall brachten. Alle drei genannten Forscher gelangten völlig unabhängig voneinander zu dem Resultat, dass die Ameisen durchaus nicht notwendig zum Gedeihen der Cecropien sind, sondern im Gegenteil ihnen sogar schädlich werden können, indem sie andere Schädlinge direkt anziehen oder wenigstens das Eindringen solcher in die Pflanze möglich machen. So beobachtete Fiebrig, dass durch die von den *Azteca* gemachten Öffnungen eine Raupe in den Stamm gelangt, deren Fraß zum Absterben der Zweige führen kann; und ferner — was noch weit bedenklicher ist — dass durch die Anwesenheit der Ameisen Spechte angelockt werden, die dem Baum große Wunden zufügen, durch welche dem Eintritt zahlreicher größerer tierischer Schädlinge sowie auch von Pilzen Vorschub geleistet wird. Die *Azteca* sind daher keineswegs als die Beschützer der *Cecropia* anzusehen, sondern vielmehr als deren Parasiten, was Ihering sehr drastisch ausdrückt mit den Worten: „Die *Cecropia* bedarf zu ihrem Gedeihen der *Azteca*-Ameisen so wenig, wie der Hund der Flöhe."

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen gelangten Kohl[5]) und Sjöstedt[6]) bezüglich der verschiedenen afrikanischen „Ameisenpflanzen", die morphologisch durch blasenartige Auftreibungen der Zweige, oder durch Hohlräume in den Stamm- resp. Astteilen, oder durch sackförmige Blattausstülpungen etc. charakterisiert sind. Auch hier erwächst den Pflanzen durch die Anwesenheit von Ameisen (in diesen Domatien) kein wirklicher sichtbarer Nutzen, sondern im Gegenteil höchstens nur Schaden (durch Schildlauszucht, Benagen der Rinde oder der Knospen). „Der Vorteil liegt lediglich auf seiten der Ameisen allein, zum großen Nachteil der Pflanzen" — sagt Kohl am Schluss seiner Arbeit.

Ja, selbst die extrafloralen Nektarien, die bisher ziemlich unbestritten als Anlockungsmittel für die Ameisen galten, können nach den neueren Untersuchungen nicht mehr ohne weiteres als myrmekophile Anpassungen angesprochen werden. Hat doch Nieuwenhuis-von Üxküll-Güldenbrandt[7]) durch umfassende Beobachtungen in Buitenzorg (an 63 Pflanzenarten) nachgewiesen, dass die Pflanzen durchaus keinen Vorteil von jenen zuckerausscheidenden Organen haben, sondern teilweise sogar noch Schaden. Denn die Ameisen, die durch sie angelockt werden, sind so eifrig mit dem

5) Kohl, H., Die Ameisenpflanzen des tropischen Afrikas etc. In: Natur u. Offenbarung 55. Bd., 1909, p. 148—175, 2 Taf., 10 Fig.

6) Sjöstedt, Yngve, Akaziengallen und Ameisen auf den ostafrikanischen Steppen. In: Wiss. Ergebn. Schwed. Zool. Kilimandjaro-Exped. Upsala 1908.

7) Nieuwenhuis-von Üxküll-Güldenbrandt, M., Extraflorale Zuckerausscheidungen und Ameisenschutz. — In: Ann. Jardin Botan. Buitenzorg, 2. Serie, Vol. VI, p. 195—328. Taf. XX—XXIX.

Honiglecken beschäftigt, dass sie sich nicht im geringsten um andere gleichzeitig angelockte Insekten kümmern; und ihrer sind nicht wenige, darunter empfindliche Pflanzenschädlinge (Käfer, Wanzen etc.). Man kann geradezu sagen, „dass mit der Menge des produzierten Zuckers und der dadurch erhöhten Anziehungskraft der Pflanze auf allerhand Tiere im allgemeinen auch der Schaden wächst, den die Pflanze von den Besuchern erleidet" (These 15). Und wenn bei einer Pflanze zufällig (durch Pilzinfektion etc.) die Sekretion geringer wird oder zeitweilig auch ganz aufhört, so hat sie weit weniger zu leiden als bei normaler Nektarsekretion (These 16). — So sehen wir also Rückzug allenthalben auf der ganzen Linie[8])!

Im folgenden sei ein weiterer, ebenfalls zur Negation der Ameisenschutztheorie führender Fall mitgeteilt, der die von Schimper zu den typischen Myrmekophilen gestellte Humboldtia laurifolia betrifft. Diese in der orientalischen Region beheimatete Pflanze besitzt hohle Internodien, in deren Wand (am oberen Ende) je eine den Hohlraum mit der Außenwelt verbindende Öffnung[9]) spontan auftritt. Da nun außerdem an den Blättern und Nebenblättern zahlreiche Nektarien vorhanden sind, ferner in jenen Hohlräumen häufig Ameisen sich finden, so genügte es Schimper[10]) wie auch den meisten übrigen Biologen der damaligen Zeit, die unter dem frischen Eindruck jener überaus bestechenden Theorie standen, in diesem Zusammenleben eine echte Symbiose zu erblicken und die Hohlräume etc. als spezielle Einrichtungen für dieselbe anzusprechen. Die eigentlichen charakteristischen Merkmale einer wahren Symbiose (gegenseitige Abhängigkeit, resp. Schutz der Pflanze durch die in ihr Wohnung findenden Ameisen) nahm man, ohne dass direkte Beobachtungen vorlagen, als selbstverständlich an. —

Ich hatte nun im vergangenen Jahr Gelegenheit, im kgl. Botan. Garten von Paradeniya auf Ceylon die *Humboldtia* mehrfach zu studieren. Dabei konnte ich folgendes feststellen:

1. Keineswegs alle Hohlräume enthalten Ameisen, sondern nur ein Teil und zwar mitunter nur ein sehr kleiner[11]).

8) Siehe auch K. Escherich, Nochmals: Die Theorie der Ameisenpflanzen — ein Irrtum der Biologie. In: Beilage zur Allgem. Zeitung. München 1908. — Derselbe, Ameisen und Pflanzen. Eine kritische Skizze. In: Tharandter Forstl. Jahrbuch Bd. 60 (1909), S. 66—96, 2 Fig.

9) Nach einer brieflichen Mitteilung E. E. Green's handelt es sich nicht um eine eigentliche Öffnung, sondern nur um eine stark verdünnte Stelle, die erst von den Ameisen beim Eindringen durchgenagt wird. Ameisenfreie Internodien sind daher ohne Kommunikation mit der Außenwelt. Und werden Internodien, die von Ameisen bewohnt waren, von diesen wieder verlassen, so schließt sich auch gewöhnlich wieder die Öffnung durch Gewebsneubildung mehr oder weniger vollkommen.

10) Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie (1898), p. 160—162.

11) Nach der Schätzung Green's sind an den Bäumen im Paradeniya-Garten höchstens 20% der Internodien mit Ameisen besetzt, während es von den wildwachsenden Exemplaren (im Tiefland) etwas mehr, vielleicht 50%, sind.

2. Es sind verschiedene Arten von Ameisen, die in den hohlen Zweigen sich angesiedelt haben, und zwar solche, die auch außerhalb der *Humboldtia* allenthalben nisten (*Technomyrmex*, *Tapinoma*, *Monomorium*, *Cremastogaster* etc.).

3. Die von mir in den Zweigen gesammelten Ameisen sind nichts weniger als agressiv. Im Gegenteil, meist durchaus harmlose Tiere, die selbst bei starker Erschütterung keineswegs etwa durch die Öffnungen herausgestürzt kamen, um den Feind abzuwehren, sondern ruhig in ihrer sicheren Behausung blieben. — Und endlich

4. viele (an einem Busch fast alle!) der Zweige, die von Ameisen besetzt waren, zeigten starke Verwundungen, deren Charakter unzweifelhaft auf Spechtarbeit[12]) schließen lässt (Fig. 1). —

Daraus geht klar hervor, dass die Ameisen nicht nur keinen Schutz der *Humboldtia* bieten, sondern (durch Anlockung von Spechten) ihrer Wohnpflanze nur zum Schaden gereichen[13]); oder mit anderen Worten, dass es sich hier keineswegs um ein symbiotisches, sondern vielmehr um ein parasitisches Verhältnis handelt. So gelangen wir also bezüglich der *Humboldtia* zu genau dem gleichen Resultat wie Ihering und Fiebrig bezüglich der südamerikanischen *Cecropia*, und Sjöstedt und Kohl bezüglich der afrikanischen „Ameisenpflan-

Fig. 1.

12) Es kommen, wie mir Herr Green mitteilte, folgende Spechte in Betracht: *Lyngipicus gymnophthalmus* Blyth., *Chrysocolaptes stricklandi* Layard und *Brachypternus erithronotus* Vieillot (= *ceylonus* Forster).

13) Auch durch Coccidenzucht können die Ameisen der *Humboldtia* schädlich werden. So fand Green eine *Lachnodius*-Spezies (Coccide), welche ausschließlich in den hohlen Internodien von *Humboldtia* vorkommt, und da von einer *Cremastogastes*-Art (*submuda* sbsp. *rabula* var. *nicevillei* For.) gezüchtet wird.

zen". Und damit gewinnt der von Rettig aufgestellte und eingangs mitgeteilte Satz immer mehr an Geltung.

Niemals hätte die „Ameisenschutztheorie" solch festen Boden fassen können, wenn sich Myrmekologen von Fach, vor allem geschulte Ameisenbiologen, gleich von Anfang an der Frage mit Nachdruck angenommen, und an Ort und Stelle Beobachtungen gemacht hätten. Denn jeder Myrmekologe weiß, wie anpassungsfähig die Ameisen sind, wie sie es verstehen, alle Höhlungen ausfindig zu machen und für sich auszunützen; und er weiß auch andererseits, wie ungemein verschieden die Ameisen in ihrem Temperament sind und dass keineswegs alle Ameisen gleich aggressiv, sondern viele durchaus gutmütige, sanfte Wesen sind, völlig ungeeignet zur Abwehr anderer Schadinsekten!

Anders die Botaniker! Für sie bedeutete — was ja naheliegend genug — jedwede Ameise ohne Unterschied ein wehrhaftes Tier, das kein anderes Insekt in seiner Nähe duldet und das allgemein gefürchtet und gemieden wird. Zudem muss berücksichtigt werden, dass alle jene eigenartigen morphologischen Bildungen (Domatien etc.), die einer physiologischen Erklärung spotteten, durch die Ameisenschutztheorie mit einem Schlag unserem Verständnis erschlossen schienen. Kein Wunder also, dass man, in der ersten Begeisterung darüber, der zweifellos sehr schönen Idee manche noch unbewiesene Punkte als feststehend einordnete, da sie eben so ausgezeichnet hineinpassten. Letzterer Umstand galt dann sogar gewissermaßen als Beweis für die Richtigkeit der Prämissen. —

Heute weiß man, wie oben ausgeführt, dass jene Prämissen (effektiver Schutz durch die Ameisen etc.) nicht zutreffend sind, wenigstens für viele Fälle. Allerdings wäre es verfrüht, diese ohne weiteres zu verallgemeinern und heute schon die ganze Ameisenschutztheorie mit Stumpf und Stiel über Bord zu werfen. Man könnte sonst leicht Gefahr laufen, den gleichen Fehler zu machen, wie ihn die Begründer der Ameisenschutztheorie gemacht haben, resp. da zu unterschätzen, wo diese überschätzt haben[14]).

II.

Über körnersammelnde Ameisen.

Während meines Aufenthaltes in Erythrea (1907)[15]) machte ich einige Beobachtungen über körnersammelnde Ameisen[16]), die ver-

14) So stellen die extrafloralen Nektarien bei manchen Pflanzen (z. B. bei *Centaurea alpina*) zweifellos einen wirklichen Schutz im Sinne der Ameisenschutztheorie dar.

15) Siehe auch „Eine Ferienreise nach Erythrea". Leipzig (Quelle u. Meyer) 1908.

16) Es handelte sich um verschiedene Varietäten (var. *galla* Em. und var. *rufa* Forel) von *Messor barbarus* subsp. *semirufus* André (siehe Forel, Ameisen aus der Kolonie Erythrea. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Systematik, 29. Bd., Heft 3/4, 1900, p. 243—274.

schiedene mitteilenswerte Momente enthalten. In der Nähe von Nefassit, einer am Steilabfall des abessinischen Hochlandes, 900 m ü. d. M. gelegenen Station, befand sich eine große Kolonie der genannten Ameise, und zwar in einem rein unterirdischen Nest, welches mehrere Ausgänge besaß. Die letzteren waren hier nicht, wie es sonst, besonders in sandigen Gegenden, der Fall ist, mit hohen Erdwällen (Kratern) umgeben, sondern mündeten vollkommen frei auf der Bodenoberfläche, die in ziemlich großem Umkreis ganz flach mit dem ausgeworfenen Sand bedeckt war. Am Tage herrschte hier Totenstille, keine der fleißigen Körnersammlerinnen ließ sich vor dem Eingang erblicken. Um so lebendiger aber wird es abends, wenn die Sonne untergegangen[17]) ist. In endlosen Massen ergießen sich jetzt die Bewohner aus der größten, etwa in der Mitte des Sandhofes gelegenen Öffnung, in Kolonnen zu dreien oder vieren, zunächst alle denselben Weg und dieselbe Richtung einschlagend. Erst nachdem sie 30—40 m in geschlossenen Reihen marschiert, löst sich die Gesellschaft auf, deren Mitglieder nun einzeln in verschiedenen Richtungen zur Ernte auseinander laufen: die einen suchen am Boden, die anderen erklettern Gräser und Kräuter, um von oben die Samen einzeln herabzuholen oder ganze Ährenstücke abzuschneiden. Nach etwa 10 Minuten, nachdem die erste Ameise die Wohnung verlassen, sieht man bereits einige wieder zurückkehren, und zwar auf derselben Straße, auf der sie gekommen und die auch immer noch von Ausziehenden begangen wird. Letztere werden allerdings allmählich weniger, während die ersteren dagegen mit jeder Minute zunehmen. Nach einer halben Stunde ist die Zahl der Heimkehrenden schon viel größer als die der Ausziehenden, und nach weiteren 10 Minuten haben letztere ganz aufgehört und sind nur noch Heimkehrende zu sehen.

Jede der letzteren trug eine Beute in den Kiefern, meist Samen der verschiedensten Art, deren Mannigfaltigkeit in Größe und Form geradezu erstaunlich war. Schleppte doch fast jede Ameise etwas anderes mit sich. Es kann uns auch daher — d. h. bei diesem bezüglich des Ernteobjektes so viel Spielraum lassenden Ernteinstinkt — nicht sonderlich wunder nehmen, wenn die eine oder andere Ameise einem Irrtum unterliegt und einmal anstatt Samen ungenießbare Gegenstände einschleppt. Meine Nefassitenser Körnersammler scheinen in dieser Beziehung besonders „zerstreut" gewesen zu sein, denn ich beobachtete in ganz kurzer Zeit 6—7 Indi-

17) In den Mittelmeerländern ziehen die Körnersammler gewöhnlich des Tags aus und bleiben während der Nacht zu Hause. Das abweichende Verhalten in Abessinien ist wohl eine Anpassung an das Klima (wesentlich höhere Tagestemperaturen). Vgl. auch Neger, F. W., Neue Beobachtungen an körnersammelnden Ameisen. In: Biol. Centralbl. 1910, p. 140.

viduen, welche große Erdklümpchen oder Steinchen mühsam nach Hause schleppten[18]).

In dem Haupteingang des Nestes war eine Reihe großer Arbeiter postiert, welche, ihre Fühler nach außen streckend und die Kiefer weit aufgesperrt, jede heimkehrende Ameise untersuchten, d. h. mit den Fühlern abtasteten etc., bevor sie sie hereinließen. Kurze Zeit, nachdem die ersten mit ihrer Beute im Nest verschwunden waren, sah man auch schon wieder eine Anzahl Arbeiter mit leeren Hülsen daraus hervorkommen, um diese in einiger Entfernung vom Eingang abzuladen und dann eiligst wieder zurückzulaufen. Das hastige Fallenlassen der Hülsen und sofortige Umkehren erweckte den Eindruck der fürchterlichsten Eile!

Fig. 2.

Ich fing eine Anzahl der heimkehrenden Arbeiter ein, um ihnen ihre Beuteobjekte abzunehmen, worunter einige große knöllchenartige Gebilde besonders auffielen. Das gesamte so erhaltene Material wurde im botanischen Garten in Straßburg ausgesät, doch leider kamen von allen nur die letztgenannten Knöllchen aus. Sie ergaben eine Cyperacee, wahrscheinlich *Cyperus bulbosus*; die „Knöllchen" stellen kleine Zwiebeln dar, die an langen unterirdischen Ausläufern sich bilden und als vegetative Vermehrungsorgane dienen (Fig. 2). — Wie die Ameisen diese Zwiebeln ernten, d. h. ob sie richtig danach graben oder ob sie nur solche Zwiebeln, die zufällig an die Oberfläche gekommen sind, aufnehmen, habe ich leider nicht beobachtet. Jedenfalls spielen die Ameisen in der Verbreitungsbiologie jenes *Cyperus* eine bedeutsame Rolle und es wäre wohl denkbar, dass durch diese Verbreitungsart die Ausbreitung durch Samen zurückgedrängt werden könnte.

Übrigens delektieren sich nicht nur die Ameisen an den *Cyperus*-Zwiebeln, sondern auch die Menschen; denn die als „Erdmandeln" im Handel stehenden Früchte sind nichts anderes als die Zwiebelchen des *Cyperus esculentus*. Und auch diejenigen des obigen

18) Auch Neger (l. c.) beobachtete mehrfach derartige Instinktsirrungen.

C. bulbosus werden gerne gegessen, sowohl roh, wie auch als Brei gekocht. Schweinfurth[19]) sah einmal eine ganze Gesellschaft halbverhungerter Abessinier, die ihr Leben lediglich mit diesen „guandi" genannten Zwiebeln zu fristen suchten.

Über den verschiedenen Metabolismus der Kaninchencier und über ihren Wert für das Geschlechtsproblem.

Von **Achille Russo** in Catania.

Ich hob in vorausgehenden Abhandlungen hervor[1]), dass man im Eierstock des Kaninchens zwei Arten von Eiern unterscheiden könne, von welchen die eine reich an Lecithinstoff ist, während die andere desselben entbehrt. Mit den gegenwärtigen Aufzeichnungen bezwecke ich, dieses Phänomen besser zu detaillieren.

Zum Zwecke, bald die eine, bald die andere Art zu erhalten, habe ich die Eierstöcke der Kaninchen, die in verschiedenen experimentalischen Zuständen gehalten wurden, untersucht.

Um die Eier mit den Reservestoffen zu bereichern, wurden den Kaninchen wiederholte Einspritzungen von Lecithin Merck, welche in 15—20 % Vaselinöl aufgelöst war, gemacht.

In diesem Zustande erhielten die Eier leicht einen anabolischen Metabolismus; in der Tat enthalten eine große Anzahl derselben in großem Maßstabe deutoplasmatische Lecithinkörperchen. Um überwiegend die zweite Eierart zu erhalten, welche der Lecithinstoffe beraubt sind, wurden die Kaninchen sofort nach der Niederkunft getötet, weil, wie man wusste, während der Schwangerschaft die Assimilationsprozesse zunehmen.

Gleich nach der Niederkunft empfangen die Kaninchen das Männchen, weil sie aufs neue wieder empfänglich sind; in diesem Zustande habe ich die Eier, welche in den Graaf'schen Follikeln enthalten waren, untersuchen können und gefunden, dass dieselben bereit zum Zerspringen, also reif und fruchtbar waren.

Die beiden Eierarten findet man auch bei normalen Kaninchen, und ihr Unterschied ist fortwährend von einer verschiedenen Bauart der Eierstockfollikel und des Liquor folliculi begleitet, so dass das Ei mit seinem Zubehör ein Ganzes bildet, welches, durch den metabolistischen Typus, den man dabei antrifft, harmonisch genannt werden kann.

In dem einen Falle hat das Ei, welches an deutoplastischen Stoffen reich ist (Vakuolen und Lecithinkörperchen), die Parietal-

---

19) Schweinfurth, Le Piante utili dell' Eritrea. In: Bull. Soc. Afric. d' Italia, X, 1891.

1) Russo, A. Studium über die Bestimmung des weiblichen Geschlechtes. G. Fischer, Jena 1909.

granulosa mit mehrschichtigen Zellen (5—6), während die follikolare Höhle mit einer an myelinischen Körpern reichen Flüssigkeit von nahrhafter Natur ausgefüllt ist.

Im anderen Falle, wo das Ei keine Lecithinstoffe enthält, ist die Parietalgranulosa dünn (2—3 Zellenschichten) mit einigen karyolitisch ausgearteten Zellen, während der Liquor folliculi klar und homogen ist und nur ausgeartete Zellen, welche sich von der Follikolarwand abgetrennt haben, enthält.

Von diesen zwei Arten gibt uns die erste ein Beispiel von anabolischem Metabolismus, die zweite hingegen von katabolischem Metabolismus.

Produkte des verschiedenen Metabolismus.

Im Ei von anabolischem Typus sind, wie gesagt, die Produkte der synthetischen Tätigkeit des Protoplasmas durch die Lecithinkörperchen vertreten, welche sich auf Kosten der von den Eiern der granulösen Umhüllung gebildeten oder entlehnten Stoffe bilden (Fig. 1).

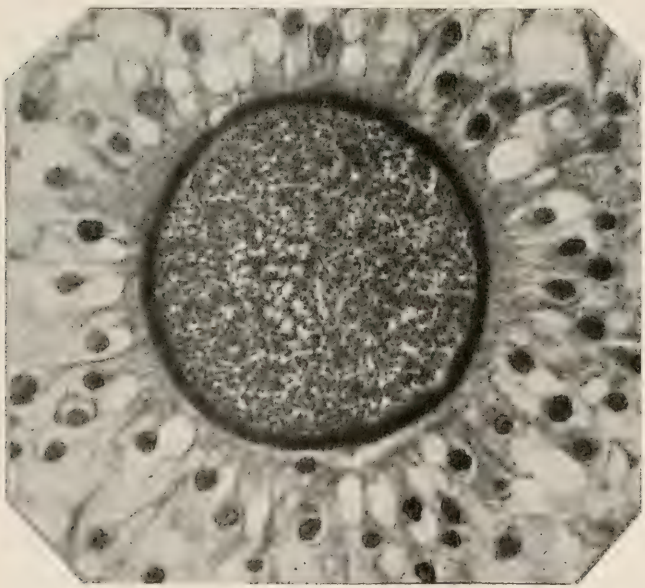


Fig. 1.

Dass diese Körperchen Lecithin sind, kann mit verschiedenen Mitteln nachgewiesen werden, z. B. durch ihre Widerstandsfähigkeit gegenüber den beständig auflösenden Fetten, ihre Eigenschaft, Osmiumsäure nicht zu verändern, und die Eigenschaft, blutfarbstofflösende Stoffe zu bilden. Solche Unterscheidungszeichen sind freilich nicht so zuverlässig, wie man glauben könnte; aber, wenn man ihnen den experimentellenBeweis hinzufügt, den man vermittelst Einspritzungen von Lecithin, die den Gehalt der Lecithinstoffe im Ei erhöhen, erhält, so glaube ich, dass die in Frage stehenden Körperchen den oben genannten Substanzen angehören.

In der zweiten Eierart, durch einen katabolischen Metabolismus charakterisiert, werden die Reservestoffe (Lecithinkörperchen), die sich im Ei vorher angehäuft haben, zersetzt.

Für diese Erscheinung hat man, glaube ich, den besten Beweis in dem Dasein von länglichen, freistehenden oder gruppierten Kristallen im (Fig. 2) Innern des Eidotters, welche, alles lässt darauf schließen, aus einer Fettsäure bestehen, die von der Zersetzung der Lecithinstoffe herrührt.

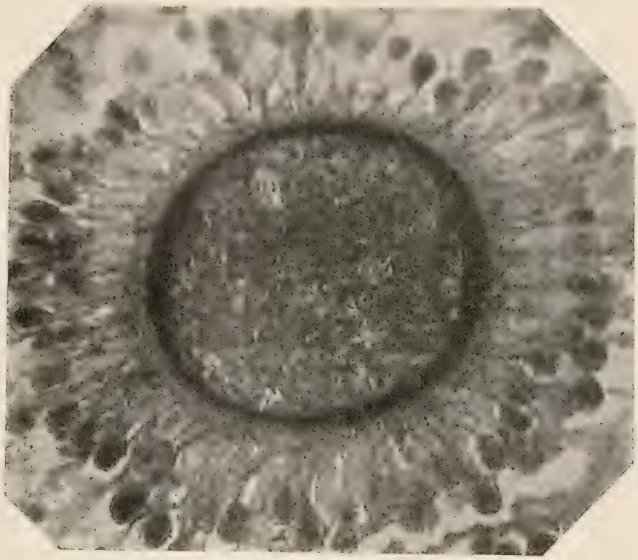


Fig. 2.

Lecithin ist, wie bekannt, eine esterartige Verbindung von Fettsäuren, von Phosphorglyzerinsäure und von Cerolin; demzufolge erscheinen im Dotter die charakteristischen Kristalle der betreffenden Fettsäuren, wenn, durch den analytischen Prozess, der durch die katabolische Tätigkeit des Eies hervorgerufen wird, das Lecithin sich zersetzt.

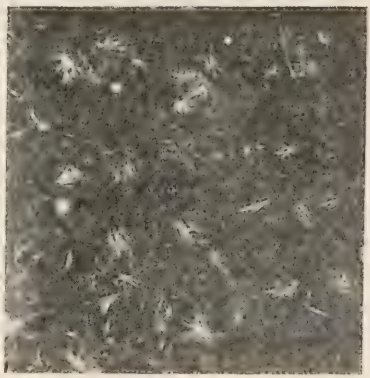


Fig. 3.

Diese Kristalle wurden in vitro produziert (Fig. 3), wenn man das Merck'sche Lecithin mit einem Alkali, z. B. mit verdünnter Ätzalkalilauge, zersetzt. Dieser Beweis lässt keinen Zweifel, dass die Eierkristalle dieselbe Herkunft haben.

Verschiedene Stufen des katabolischen Prozesses. Eier in fettiger Degeneration.

In den so behandelten Eiern, welche die Fruchtbarkeit erreicht haben und welche daher von einer breiten, follikolaren Höhlung

eingeschlossen sind, kann man verschiedene Stufen des katabolischen Prozesses unterscheiden, vermittelst welche man vom ersten Stadium an, wo das Ei noch normal ist, zur fettigen Degeneration derselben gelangt.

Im Anfang sind die Kristalle im Dotter unregelmäßig zerstreut (Fig. 5) und man bemerkt auch keine Lecithinkörperchen mehr. Im vorgerückten Zustande haben die Kristalle die Neigung, sich in bestimmten Punkten anzuhäufen, vorzugsweise an der Peripherie des Dotters, wo sie viele Flecken bilden, in welchen man nicht die regelmäßige Strahlenform bemerkt, sondern in Form von Bündeln oder Drüsen, ähnlich der in vitro erhaltenen Entartung des Lecithins.

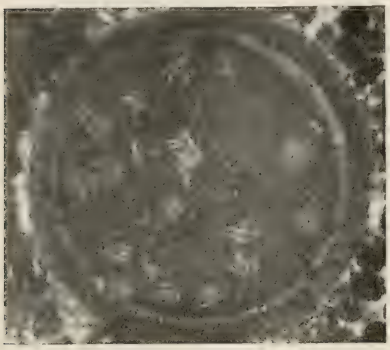


Fig 4. Kristalle von Fettsäure, die durch die Zersetzung des Merck'schen Lecithins hervorgerufen sind.

Dass es sich aber um Zusammensetzung von Fetten handelt, können auch wir, außer von dem Charakter, der diesen kristallinischen Elementen eigen ist, aus der Tatsache ableiten, dass an den Stellen, wo sich die Kristalle anhäufen, zwischen ihnen Pünktchen sind, die sich mit Osmiumsäure grau oder schwarz färben. Außerdem sieht man, wenn man die Eier in den verschiedenen Zuständen der fettigen Degeneration beobachtet, dass, je mehr Fettkörperchen, desto weniger Kristalle vorhanden sind, die für die Synthese derselben gebraucht zu sein scheinen (Fig. 5). Die verschiedenen Grade des Katabolismus des Eies sind von den analogen Umbildungen der Follikolarwand begleitet, welche, wenn das Ei seine fettige Zersetzung erreicht hat, auch durch Karyolyse, sei es in dem Parietalteile wie in dem Ovulärteil ersetzt ist. Im mittleren Stadium bemerkt man, dass, während die Parietale ganz oder zum Teile zersetzt ist, die Zellen des Ovulärteiles unversehrt sind und die Zellen des Discus proligerus ihre längliche charakteristische Form der reifen Eier beibehalten.

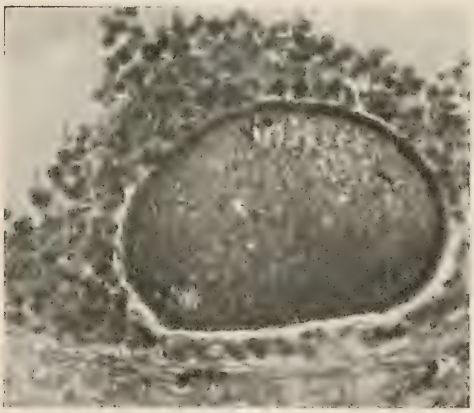


Fig. 5.

Man findet die Kristalle nicht nur in den reifen Eiern, die Polarkörperchen oder Polarspindeln enthalten, sondern auch in den kleinen Oocyten, welche bei denen mit mehrschichtigen Follikeln anfangen. Solche Übereinstimmung mit den oben erwähnten Tatsachen scheint davon herzurühren, dass die Lecithinkörperchen, wie ich es in einer früheren Abhandlung zeigte, sich entwickeln, wenn das Ei von einer mehrschichtigen Follikel umgeben wird.

In den weniger entwickelten Oocyten, wo man nur das protoplasmische Netz bemerkt und wo die Lecithine noch nicht vorhanden sind, sieht man keine Kristalle. Diese Meinung stimmt mit dem, was Limon[2]) auch bei dem Kaninchen bemerkt und mit dem, was Milani[3]) im Eierstock des Mädchens findet, überein.

Die nicht reifen Oocyten, die im katabolischen oder disassimilativen Prozess die Kristalle aufweisen, erreichen die Reife nicht, sondern zersetzen sich frühzeitig.

Werden die Eier in einem vorgerückten Zustand der Entwickelung vom disintegrativen Prozess angegriffen, so erreichen sie dagegen die Reife und können befruchtet werden.

Experimentale Produktion von toten Embryonen.

Mit diesen Eiern beschäftigte ich mich eingehend, um deren Teil zu erforschen, zum Zwecke, so gut als möglich die Gründe, die das Geschlecht bestimmen, zu erklären. Die gegenwärtigen Untersuchungen sind nicht vollständig. Aber ich glaube, es wird interessieren, einige Resultate kennen zu lernen[4]).

Begatten sich die Kaninchen gleich nach der Niederkunft mit dem Männchen, so entstehen in der Gebärmutter tote Embryonen, die meistens männlichen Geschlechtes sind. Eine solche unregelmäßige Produktion von unvollständigen Embryonen tritt noch mehr hervor, wenn unter den gleichen Bedingungen zwei oder drei Befruchtungen stattfinden[4]).

Ich mache den Leser aufmerksam, dass in verschiedenen Kaninchen, die zwischen der einen und anderen Niederkunft ohne Unterbrechung schwanger waren, die toten Embryonen fast immer männlichen Geschlechtes waren, was auch von Basile bemerkt wurde[5]). Diese Eigenschaft zeigt sich nicht nur bei Kaninchen,

---

2) Limon, M. Cristalloïdes dans l'oeuf de *Lepus cuniculus*. Bibl. anatom., 1903.

3) Milani, P. Di alcune apparenze cristalliformi nell'ooplasma umano. Arch. ital. di Anat. ed Embr. 1909.

4) Ich bin mit Untersuchungen beschäftigt, die bezwecken, das Dasein der Eier von verschiedenem Metabolismus im Eileiter zu zeigen. Ich hoffe demnächst, das Resultat dieser Versuche zu veröffentlichen.

5) Basile glaubt, dass die Sterblichkeit der Embryonen im Kaninchen eine normale Erscheinung sei. Im normalen Zustande habe

sondern, wie man weiß, die geringe Lebensfähigkeit der Embryonen gehört fast immer dem männlichen Geschlechte an, wie z. B. bei der Froschbrut nach den Versuchen von R. Hertwig und selbst beim Menschen nach den verschiedenen Statistiken der Totgeborenen.

Die auf Erfahrung gegründete Folgerung der künstlichen Wiedererzeugung von toten männlichen Embryonen führt uns auf den richtigen, wenn auch indirekten Weg, um die physiologische Bedeutung der katabolischen Eier und die Bedeutung der verschiedenen Stufen der Zersetzung zu verstehen, die in diesen gefunden wurden in bezug auf das Geschlechtsproblem.

Prüfung der Graaf'schen Follikel von den nach der Niederkunft getöteten Kaninchen.

Gleichzeitig bei der Untersuchung der Produkte der schwangeren Kaninchen in oben erwähntem Zustand, zum Zwecke, das Vorhandensein von toten Embryonen in der Gebärmutter und deren Geschlecht zu bestimmen, wurden die Eier der an der Oberfläche befindlichen Follikeln des Eierstockes der Kaninchen studiert, die nach der Niederkunft getötet nachdem sie 24—48 Stunden mit dem Männchen gelassen, um die Reifung der Eier zu beschleunigen. Die Follikel wurden mit einem Rasiermesser gelöst, mit Benda fixiert und mit Eisenemaxillin gefärbt. Nachstehend gebe ich einige Erfolge:

I. Fall. Kaninchen, die 24 Stunden nach der Niederkunft mit dem Männchen in Berührung kamen und nach anderen 24 Stunden getötet wurden. Die Untersuchung der Graaf'schen Follikeln hat folgendes Resultat ergeben:

2 Follikel mit reifen Eiern, die wenige Kristalle und mit der Parietale granulosa von 2—3 Zellenschichten, von welchen wenige karyolytisch waren.

3 Follikel mit breiter Follikolarhöhle im gleichen Zustand, aber nicht reif.

1 Follikel mit reifem Ei, welches Lecithinkörperchen und ein ganz granulöses mit 4—5 Zellenschichten hatte.

2 Follikel mit breiter Follikolarhöhle, aber mit unreifen Eiern wie im vorausgehenden Zustand.

5 reife Follikel mit Eiern im verschiedenen Zustand der fettigen Degeneration.

II. Fall. Kaninchen, die 24 Stunden nach der Niederkunft 48 Stunden lang beim Männchen waren.

3 Follikel mit reifen Eiern, Kristalle enthaltend.

2 Follikel mit reifen Eiern, Lecithinkörperchen enthaltend.

---

ich dagegen sehr selten tote Embryonen gefunden. Das Resultat von Basile beruht wahrscheinlich auf Störungen, die durch den Normal-Metabolismus der Kaninchen hervorgerufen wurden.

4 Follikel mit unreifen Eiern, Lecithinkörperchen enthaltend.
4 Follikel mit Ei im verschiedenen Zustand der Zersetzung.

Die so gemachten Versuche wurden bei den Eierstöcken verschiedener Kaninchen wiederholt, die unter denselben Zuständen gehalten wurden und bei allen hatte man das gleiche Resultat, woraus man schließen darf, dass die Eier mit Kristallen oder mit katabolischem Metabolismus und in verschiedenen Graden der Degeneration ziemlich zahlreich sind und dass ein Teil dieser befruchtet werden kann, wenn die Kaninchen sich sofort mit dem Männchen begatten. In der Tat, mit Ausnahme der Eier in vorgerückter fettiger Entartung, welche durch die Atrophie des Follikels nicht in der Lage sind zu zerplatzen, alle anderen, welche mit Zutaten von reifen Eiern versehen sind, wie normale Polarkörperchen, Zona pellucida und Discus proligerus, breiter Follikolarhöhlung, wenn auch von einer Parietalgranulosa teils karyolytisch limitiert, können in die Tubae gelangen und befruchtet werden. Wenn ich nicht irre, so verursacht die Befruchtung der Eier, in welchen der katabolische Prozess sehr vorgeschritten ist, Embryonen, welche nicht die volle Reife erreichen und welche daher vor oder zuweilen gleich nach der Geburt sterben.

Die Embryonen selbst sind meistens männlichen Geschlechts und man kann daraus schließen, dass deren Sterblichkeit eine anormale Bedingung ist, die Übertreibung der gleichen Bedingung, welche in der Regel die Männchen produziert.

Folgerung.

Aus dem Vorausgehenden kann nun folgender Schluss gezogen werden:

1. Im Eierstock des Kaninchens existieren zwei Eierarten, welche sich durch einen speziellen Typus von Metabolismus auszeichnen.

2. Einige Eier sind von anabolischem oder konstruktivem Typus, deren Produkte sind durch Lecithinkörperchen dargestellt; andere sind von katabolischem oder disassimilativem Typus, deren Produkte die fettsäureartigen Kristalle sind.

3. Die Eier von katabolischem Typus sind leichter der Entartung unterworfen, deren letzter Termin die fettige Entartung ist. In einer solchen Entartung findet man eine Anzahl von Stadien, welche von dem normalen Stadium des Eies von katabolischem Typus zum Ei, welches fettige Körperchen enthält, gehen.

4. Wenn die Kaninchen sich sofort nach der Niederkunft begatten, befinden sich oft in der folgenden Niederkunft tote Embryonen, welche größtenteils männlichen Geschlechts sind.

5. In den Follikeln, welche an der Oberfläche der Eierstöcke, die von eben niedergekommenen Kaninchen genommen sind, her-

vorragen, sind die Eier von katabolischem Typus zahlreich, sei es im normalen, sei es im verschiedenen Entartungszustande.

6. Die Sterblichkeit der Embryonen männlichen Geschlechts scheint durch die Befruchtung des Eies, in welchem der katabolische Prozess vorgeschritten ist, hervorgerufen zu sein.

Die Sterblichkeit selbst könnte den Weg zeigen, um die wirkliche Ursache, welche das männliche Geschlecht gewöhnlich produziert, zu verstehen.

Ein einfacher Apparat zur Wasserentnahme aus beliebigen Meerestiefen für bakteriologische Untersuchungen.

Von **Rud. Bertel**,
k. k. Professor der deutschen Staatsoberrealschule in Pilsen.

Bei bakteriologischen Untersuchungen des Süß- und Meerwassers hatte ich Gelegenheit, einige der bestehenden Methoden der Wasserentnahme zu erproben, sowie andere wenigstens in der Literatur kennen zu lernen.

Sie mögen hier in Kürze angedeutet werden. Zur Entnahme kleiner Mengen des Oberflächenwassers genügen die gebräuchlichen, mit Watte verschlossenen, sterilisierten Eprouvetten oder Erlenmeyerkolben. Mit diesen kann man einwandsfrei arbeiten, wenn man sie geschlossen bis an die Oberfläche des Wassers bringt, rasch schöpft und sofort wieder verschließt.

Das geht allerdings nur von einem Kahn aus. Das Hinablassen von geöffneten sterilisierten Eprouvetten an einer Schnur (etwa vom Bord eines Schiffes) ist nicht ratsam, selbst wenn man die von B. Fischer[1]) angegebenen Winke befolgt. Denn sowohl während des Hinablassens, als auch beim Hinaufziehen findet eine Infektion seitens der Luft statt, die, da man doch auf dem Schiffe oder in der Nähe desselben arbeitet, nicht unterschätzt werden darf.

Für diesen Zweck empfehle ich etwas längere (20 cm) Eprouvetten, die etwa 6 cm unterhalb ihrer Öffnung einen 4 cm langen Ansatz haben (vgl. Fig. 1). Beide Öffnungen werden vor der Sterilisation der Eprouvette mit Watte verschlossen. Die sterile Eprouvette kommt nun, um den Auftrieb beim Versenken ins Wasser zu vermeiden, in ein Bleirohr, das zur Aufnahme des Ansatzes einen Einschnitt erhält. In einem Scharnier ist am Bleirohr ein Bügel aus starkem Zinkblech befestigt, an dem der Aufhängedraht eingezogen werden kann. Gleichzeitig verhindert dieser Bügel ein Emporsteigen der Eprouvette, da er dem oberen Wattepfropf aufliegt.

1) B. Fischer: Die Bakterien des Meeres. Ergebn. der Planktonexpedition, Bd. IV, M. g. 1894.

Unmittelbar vor dem Hinablassen wird die Watte aus dem Ansatzrohr entfernt und dann geschöpft. Hernach kann man jenes entweder zuschmelzen oder mit frischer, steriler Watte verschließen. Beim Schöpfen ist besonders darauf zu achten, dass der obere Wattepfropfen vom Wasser nicht benetzt wird.

Zur Erlangung von Wasserproben aus größeren Meerestiefen verwendete B. Fischer auf der Planktonexpedition einen etwas modifizierten Sigsbee'schen Wasserschöpfapparat[2]).

Genaue Resultate kann man mit diesem meines Erachtens weder bei quantitativen noch qualitativen bakteriologischen Untersuchungen erhalten. Der Apparat ist von vornherein nicht sterilisiert; ferner werden, da er während des Sinkens in die zu untersuchende Tiefe vom Wasser durchströmt wird, auch Keime der oberen Schichten mit hineingebracht. Der Ventilschluss tritt nach dem Schöpfen nicht momentan ein und bei der Wasserentnahme zur Impfung der Nährböden kann man nicht das Eindringen fremder Keime vermeiden.

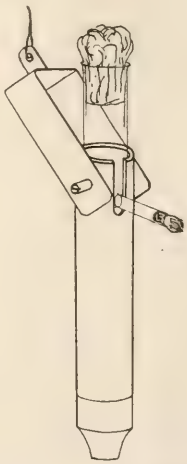


Fig. 1. $^1/_2$ der natürl. Größe.

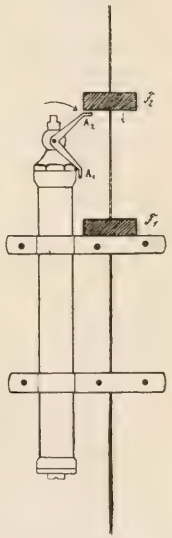


Fig. 2. Etwa $^1/_3$ der natürl. Größe.

Ein Schöpfinstrument, das den Anforderungen der bakteriologischen Technik vollständig entspricht und auch in großen Tiefen Verwendung finden kann, wurde von Portier und Richard[3]) angegeben. Nur ist die Konstruktion und Handhabung des Apparates für Untersuchungen, wo man rasch arbeiten will, ziemlich kompliziert. — Der einfache Apparat, den ich zur sterilen Wasserentnahme aus beliebigen Tiefen konstruiert habe, ist folgendermaßen beschaffen (vgl. Fig. 2).

Er besteht aus einem Messingrohr (Länge = 250 mm, innere Weite = 20 mm, Wanddicke 2 mm), das innen stark vernickelt ist und unten durch eine Flügelschraube verschlossen werden kann. Oben ist in das Rohr ein Hahn eingeschraubt, der mit einem aus zwei rechtwinkelig zueinander stehenden Hebeln bestehenden Schlüssel

2) Abbildung und Beschreibung nach B. Fischer siehe in A. Steuer: Planktonkunde. Leipzig — Teubner 1910, p. 144.

3) P. Portier et J. Richard: Sur une méthode de prélèvement de l'eau de mer destinée aux études bactériologiques. Bull. de l'inst. ocean. Monaco 1907. Nr. 97.

versehen ist. Der Hahn ist aus Messing und inwendig vernickelt, der Schlüssel ist aus verzinntem Schmiedeeisen. Alle Gewinde, sowie der Hahn schließen luft- und wasserdicht.

Der Apparat wird mittelst zweier Klemmen an den Lotdraht befestigt.

Die Handhabung ist nun folgende.

Nach gründlicher Reinigung des Rohres werden Flügelschraube und Hahn eingeschraubt und nach dessen Öffnung wird der ganze Apparat (besonders das Rohr) direkt in der Flamme eines Bunsenbrenners oder eines größeren Spiritusbrenners 15 Minuten lang erhitzt und hiermit sterilisiert.

Gibt man vorher einige Tropfen Wasser in das Rohr, so kann man durch die bei der Erhitzung entstehenden Wasserdämpfe die in jenem befindliche Luft vertreiben. Hierauf wird der Hahn geschlossen, der Apparat an den Lotdraht befestigt und in die gewünschte Tiefe herabgelassen.

Zur Öffnung des Hahnes bediene ich mich eines Fallgewichtes aus Blei, das am Lotdraht herabgleitet und durch Aufschlagen auf den Hebelarm A_1 diesen genau um 90° weiterdreht. Das Wasser schießt sofort in das Rohr und erfüllt dasselbe ganz. Zum Schließen des Hahnes wird ein zweites Fallgewicht herabgelassen, das die Hebelarme des Schlüssels noch einmal um 90° weiterbewegt, indem es auf den Hebelarm A_2 auftrifft. Hierauf wird der Apparat emporgewunden und die Probe sofort verarbeitet.

Die Entnahme des Wassers geschieht entweder mittelst einer sterilen, graduierten Pipette, die in eine feine Spitze ausgezogen ist und durch den Hahn eingeführt wird, oder man kehrt den Apparat um, befestigt ihn in einem Bürettenhalter und füllt direkt durch den Hahn in die Versuchsgläser ab. Hierbei sind folgende Vorsichtsmaßregeln zu beachten. Die Flügelschraube wird nur wenig gelüftet und über sie ein mit steriler Watte gefüllter Metalldeckel gestülpt, um die Keime der nachströmenden Luft unschädlich zu machen. An den Hahn wird ein kleiner, mit einem Schirm versehener Ansatz aus Metall geschoben, der durch Flambieren sterilisiert wurde und beim Anhalten der Kulturgefäße an die Ausflussöffnung jede Infektion seitens der Luft verhütet. Die ersten 10 ccm kann man übrigens vorsichtshalber unbenutzt abfließen lassen. Vor jeder Entnahme ist der Apparat tüchtig zu schütteln, damit kein Absetzen der Keime stattfinde.

Die Vorzüge des geschilderten einfachen Apparates sind folgende:

1. er ist handlich und fest,
2. er lässt sich leicht und gründlich reinigen sowie in einfacher Weise rasch sterilisieren,
3. die Vernickelung des Inneren verhütet jede schädliche Einwirkung des im Messing enthaltenen Kupfers auf die Mikroben,

4. das Öffnen und Schließen des Hahnes geht momentan und sicher vor sich,
5. der Anschaffungspreis ist ein sehr niedriger. (Der Universitätsmechaniker Joh. Krusick in Prag II, Albertov 5, liefert einen solchen Apparat für 10 Mark.)

Dieses Instrument, das ich mir für bakteriologische Untersuchungen in größeren Meerestiefen konstruiert habe, kann ich auch für alle einschlägigen Untersuchungen im Süßwasser empfehlen.

Das zuerst beschriebene kleine Instrument zur Entnahme von Oberflächenproben dürfte übrigens auch dem Hygieniker und Arzte bei Entnahme von Wasserproben aus tiefen Brunnen oder unzugänglichen Schächten behufs bakteriologischer oder chemischer Prüfung gute Dienste leisten.

Figurenerklärung.

Fig. 1: Instrument zur Entnahme von Oberflächenproben.

Fig. 2: Apparat zur Wasserentnahme aus der Tiefe: Das erste Fallgewicht ist bereits unten angelangt; der Hahn steht auf „Öffnen" und wird durch das bereits in der Nähe des Hebelarmes A_2 befindliche zweite Fallgewicht geschlossen.

Der Stoffwechsel der Pflanzen.

Dr. A. Nathansohn (a.-o. Professor a. d. Universität Leipzig). Quelle u. Meyer. Leipzig 1910.

Das 472 Seiten starke Buch Nathansohn's wendet sich vornehmlich an Studenten und Nichtspezialforscher. Es soll das Verständnis für den Stoffwechsel der Pflanzen über die Grenze der gewöhnlich an Hochschulen gehaltenen Vorlesungen hinaus erweitern und mehr ein Buch zum Lesen als zum Nachschlagen sein. Deshalb ist nur die wichtigste Literatur herangezogen worden. Das Buch wird seinem Zwecke gut entsprechen. Es zeichnet sich durch Klarheit und, was besonders hervorzuheben ist, durch einen sehr guten Stil aus. An der Hand einer knappen historischen Darstellung der zur Diskussion stehenden Probleme werden wir in den heutigen Stand unserer Kenntnis eingeführt, wobei das tatsächliche vom problematischen in erfreulicher Weise getrennt wird. Besonders wertvoll ist die Kenntnis der physikalisch-chemischen Gesetze, über die der Verfasser verfügt, die enge Beziehung zu den energetischen Grundgesetzen, auf die immer wieder in geschickter Art Bezug genommen wird. Für einen mit den Büchern über den Stoffwechsel des Menschen und der Tiere Vertrauten mutet es etwas merkwürdig an, in der vorliegenden Ergänzung über den Pflanzenstoffwechsel so gut wie keine chemischen Formeln zu finden. Und in der Tat ist die Nichtberücksichtigung der Errungenschaften der Biochemie der Pflanzen in manchen neueren Details ein Mangel des Buches, ein Mangel, der allerdings wohl nur von einem Chemiker und nicht von einem Botaniker hätte umgangen werden können. Dafür finden wir viele Hinweise auf anatomische Funktionen der

Pflanzen, deren so klare Einbeziehung einem Biochemiker schwerlich gelungen wäre.

Nach einleitenden Bemerkungen über den Stoffwechsel im allgemeinen und seine Materialien, wird besprochen: der Stoffaustausch, die physiko-chemischen Grundlagen des Stoffumsatzes, die Erzeugung organischer Substanz durch Reduktion der Kohlensäure im Lichte, Baustoffwechsel und Speicherung, die heterotrophe Ernährung, die Atmung und der Stoffwechsel als Energiequelle. Speziell sei noch hervorgehoben die Besprechung der Wasserbewegung und die Aufnahme gelöster Stoffe, weiterhin die Speicherung und Mobilisierung stickstofffreier Reservestoffe, der Eiweißaufbau und -umsatz und die Rolle der Sekrete und Exkrete. Wichtig ist der gelungene Vergleich des Stoffwechsels hochorganisierter Pflanzen mit dem niederer Lebewesen und speziell mit den sich heterotroph ernährenden.

Da das Buch nicht nur Tatsachen bringt, sondern auch ungelöste Probleme beleuchtet, wird es auch Forscher anregen. Bei seiner Lektüre gewinnen wir den Eindruck, dass wir zwar einen guten Überblick über den Stoffwechsel der Pflanzen zu geben imstande sind, dass aber hier, wo die Verhältnisse einfacher liegen, noch weit weniger Arbeit über die speziellen Umsätze der einzelnen Körperklassen, wie z. B. Zucker- und Eiweißarten, geliefert worden ist als in der Tierphysiologie. Hier wird unsere Forschung vornehmlich einsetzen müssen. **H. Pringsheim, Berlin.**

Jahresbericht über die Ergebnisse der Immunitätsforschung.

Herausgeg. v. Wolfgang Weichardt. V. Bd. Bericht über das Jahr 1909, gr. 8°, in 2 Abteilungen, 280 u. 653 S. Stuttgart 1910, Ferd. Enke.

Wir haben seinerzeit den ersten Band dieses Jahresberichtes, welcher das Jahr 1905 behandelt, als ein verdienstliches Unternehmen in diesem Blatte angezeigt. Seither hat es sich außerordentlich zu immer besserer Erfüllung seines Zweckes entwickelt, in der in unheimlichem Maße anschwellenden Immunitätsliteratur ein vollständiger, zuverlässiger und pünktlicher Wegweiser zu sein.

Jeder neue Jahrgang war wesentlich umfangreicher als die früheren, was teils auf dem wachsenden Material, teils auf seiner immer besseren Erfassung beruht. In dem vorliegenden finden sich nur noch ganz vereinzelt Titelangaben ohne Text, bei denen der Benützer im Zweifel bleibt, ob kein Referent die Originalarbeit eingesehen hat (ein Fall, der bei der so erwünschten Beschleunigung im Erscheinen des Berichts und der Zerstreuung der Originalarbeiten über die medizinischen und noch andere Zeitschriften der Welt wohl nie ganz zu vermeiden sein wird) oder ihn als keines Berichtes würdig beurteilt; und auch der der Wichtigkeit der Gegenstände angepasste Umfang und die Verständlichkeit der Referate erfüllen alle billigen Anforderungen. Ganz besonders rühmenswert aber ist es, dass der ganze Bericht samt dem ihn erst recht brauchbar machenden Sachregister schon 8 Monate nach Abschluss des Berichtsjahres vorlag.

Der wachsende Umfang war Anlass, die zusammenfassenden Referate, die sich naturgemäß nicht auf das einzelne letzte Berichtsjahr beschränken und dafür nur einzelne, besonders aktuelle Kapitel behandeln, in einem eigenen, ebenfalls stattlichen Bande noch vor dem allgemeinen Teil erscheinen zu lassen. In ihm werden „die aktive Resistenzerhöhung gegen Tuberkulose" von E. Levy-Straßburg, „die Beziehungen der Immunitätsforschung zu den bösartigen Geschwülsten" von C. Lewin-Berlin, „die Bedeutung der Immunitätsforschung für die innere Klinik" von H. Lüdke-Würzburg und endlich „die Komplementbindung und ihre praktische Anwendung" von G. Meier-Berlin behandelt. Auch diese Aufsätze entsprechen vortrefflich ihrer besonderen Aufgabe, die Nichtfachgenossen in das theoretische Verständnis der zur praktischen Verwertung reifen Ergebnisse der Immunitätslehre einzuführen.

Werner Rosenthal.

Enzyklopädie der mikroskopischen Technik.

Herausgeg. von Paul Ehrlich, Rud. Krause, Max Mosse, Heinrich Rosin und † Karl Weigert. 2. vermehrte und verbesserte Aufl. in 2 Bänden, gr. 8°, 800 u. 680 S., 167 Abbild. Berlin u. Wien 1910, Urban und Schwarzenberg.

Vor 7 Jahren haben wir die erste Auflage dieser Enzyklopädie als ein unentbehrliches Nachschlagewerk für alle Institute und Forscher, die sich nicht auf ein engstes Spezialgebiet der mikroskopischen Untersuchung beschränken wollen, angezeigt. Die für ein so umfangreiches Werk nach verhältnismäßig kurzer Zeit erforderliche Neuauflage zeigt schon, dass es sich als solches bewährt hat. Wenn es einem einzelnen erlaubt ist, ein solches Urteil abzugeben über ein Werk, das eine ganze Reihe von spezialistischen technischen Handbüchern zu ersetzen imstande ist, scheint es dem Ref., als ob die neue Auflage so vollständig der vorgeschrittenen Technik gefolgt ist, dass das Werk die errungene Stellung in vollstem Maße behaupten wird.

Bei der Besprechung der ersten Auflage fand Ref., dass die Mikroorganismen und insbesondere die Bakterien im Vergleich zur tierischen Histiologie etwas stiefmütterlich behandelt seien; diese Lücken sind in der neuen Auflage vollkommen ausgefüllt worden und auch die inzwischen ausgearbeiteten Protozoenfärbungsmethoden sind ebenso theoretisch wie praktisch vortrefflich dargestellt. Ganz besonders seien auch von neuem die von L. Michaelis und H. Rosin abgefassten Artikel über die Anilinfarbstoffe und über die Theorie der mikroskopischen Färbemethoden hervorgehoben, da so klare und auf genauer Kenntnis der Farbstoffchemie beruhende Darstellungen sonst nirgends zu finden sind. Die schwierigsten Methoden, z. B. die Untersuchung des Zentralnervensystems, sind auch diesmal in einander glücklich ergänzender Arbeitsteilung unter verschiedenen Stichworten von berufenen Fachleuten bearbeitet worden, so dass trotz der notwendigen Kürze jede einseitige Behandlung vermieden ist.

W. Rosenthal.

Druckfehlerberichtigung
zu den Artikeln Iwanoff in Nr. 1.

S. 21 Zl. 19 v. o. lies: Veterinärverwaltung St. Petersburg.
„ 21 „ 20 „ „ lies: Elias statt E.
„ 21 „ 20 „ u. gehört zu Brehm die Anm. 1: 1) Brehm, Tierleben III, S. 410.
„ 21 „ 17 „ „ lies: Wickleff statt Wickliff.
„ 21 „ 16 „ „ gehört zu Suchetet die Anm. 2: 2) Suchetet, Des Hybrides à l'2tat sauvage. Lille 1896.
„ 21 „ 14 „ „ lies: Bei Ackermann finden wir darüber folgendes: „. . . die Frage, ob *B. americanus* × *B. taurus* sich fruchtbar vermischten, von einigen Naturforschern bejaht, von anderen verneint“[3]). 3) Ackermann, Tierbastarde, T. II, S. 72. Kassel 1898.
„ 21 „ 9 „ „ lies: Nach Ackermann gehören zu den ersteren.
„ 21 „ 8 „ „ lies: Chillingham statt Chilligham.
„ 21 „ 7—5 „ „ gehört folgender Satz weg: vgl. Froriep's Notizen X, Nr. 6, 1839, S. 41 und Wiegmann's Arch. f. Nat. VI, 1, 1840.
„ 21 „ 4 „ „ gehört weg: Settegast, Tierzucht, S. 93,
„ 22 „ 21 „ „ lies: Dreiviertelblutbisonweibchen, Einviertelblutbisonweibchen sind auch fruchtbar.
„ 22 „ 12 „ „ lies: zeigte statt zeigt.
„ 22 „ 6 „ „ gehört zu (siehe Stephan) die Anm. 4: 4) Sur la structure histologique du testicule du mulet. C. R. de l'Associat. des Anatom. IV Session. Montpellier 1902.
„ 22 „ 5 „ „ gehört zu Iwanoff die Anm. 5: 5) E. Iwanoff, Untersuchung. über die Ursache der Unfruchtbarkeit von Zebroiden. Biol. Centralbl. Nr. 23/24, 1905.
„ 23 „ 12 „ o. lies: bestätigt unseren Schluss statt wurde einstweilen von uns u. s. w.
„ 23 „ 9—8 „ u. gehört folgender Satz weg: worauf auch der Kentukkyer Prof. Rafinesque hinweist, der sie Viertelhybride nennt.
„ 24 „ 13 „ o. lies: pessimistischen statt wissenschaftlichen.
„ 24 gehören die Zeilen 10, 9 u. 3 von unten weg.
„ 24 „ 5 „ u. lies: Veterinärverwaltung St. Petersburg.
„ 25 „ 17 „ o. lies: (*Equus caballus* ♀ × *Equus chapmanii* ♂ und *Equus chapmanii* ♀ × *Equus caballus* ♂).
„ 26 „ 13 „ „ lies: (Pferdestute × Zebrahengst).
„ 26 „ 17 „ „ wird folgendes eingeschoben: Außerdem untersuchte ich die Hoden eines Zebroiden, geboren von künstlicher Befruchtung *Equus caballus* mit Sperma *Equus chapmanii*. Hier wurden auch keine Spermatozoen entdeckt.
„ 26 „ 6 „ u. lies: Arch. d. Scienc. Biolog. Bd. XII statt Arch f. Biolog. Wissensch. Bd. XII (in der russischen Sprache).
„ 26 „ 13 „ „ lies: Wisent statt Auerochsen.
„ 27 „ 10 „ o. lies: Przewalskii's statt Przewalsky's. Desgl. Zl. 18, 21, 24, 37, 42 von oben, S. 28, Zl. 3, 13 u. 27 von oben.
„ 27 „ 11 „ „ lies: sind und (Halbblutpferden) gewöhnliche.
„ 27 „ 4 „ u. fällt fort: (in der russischen Sprache).
„ 28 „ 10 „ o. lies: bei Trouessart[13]) und Kraemer[14]). 14) H. Kraemer, Zur ältesten Geschichte der Pferde — Jahrb. f. wissenschaftl. u. prakt. Tierzucht, 1906.
„ 28 „ 18 „ „ lies: *Equus Przewalskii* ♀ × *Equus caballus* ♂.
„ 28 „ 12 „ u. lies: Zebroiden, $^1/_2$ *Bison americanus*.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. **1. Februar 1911.** **№ 3.**

Inhalt: **Pringsheim**, Die Bedeutung stickstoffbindender Bakterien. — **Papanicolau**, Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsfähigkeit der Daphniden. — **Hadži**, Über die Symbiose von Xanthellen und *Halecium ophiodes*.

Die Bedeutung stickstoffbindender Bakterien.

Von **Hans Pringsheim**[1]).

Einleitung.

M. H. Bekanntlich bedarf die grüne Pflanze zu ihrer Entwickelung gewisser Bodensalze, die ihr unter natürlichen Verhältnissen in mehr oder minder reichlicher Menge zur Verfügung stehen. Da nun nach dem Gesetze des Minimums der in geringster Menge vorhandene Nährstoff für die gesamte Produktion an Pflanzensubstanz maßgebend ist, so müssen uns diejenigen Nährsalze am meisten interessieren, welche in der Erdkruste nicht immer in ausreichendem Maße vorhanden sind und die so die Ernteergebnisse der für den Menschen wichtigen Pflanzen beherrschen. Dies sind nun bekanntlich die Phosphate, die Kalisalze und die den Stickstoff in assimilierbarer Form enthaltenden Nährsubstrate. Diese Stoffe sind es, die wir dem Boden als natürlichen oder künstlichen Dünger zuführen müssen, wenn bei seiner intensiven Ausnutzung infolge ihrer dauernden Wegnahme mit der Ernte eine Verarmung an ihnen entsteht. Die stickstoffhaltigen Salze nun erfordern unser ganz spezielles Interesse, nicht nur weil infolge des Aufbrauchens der Lager an Chilisalpeter in einigen Jahrzehnten ein Mangel an diesem jetzt

1) Habilitations-Probevorlesung gehalten vor der philosophischen Fakultät der Universität Berlin am 12. Januar 1911.

hauptsächlich als Stickstoff-Düngematerial verwandtem Salze eintreten wird, sondern auch weil der Stickstoff im Boden einer dauernden Umsetzung durch Bodenbakterien unterliegt, die zu seiner besseren oder schlechteren Ausnutzung durch die Pflanze, ja zu seiner Entbindung als freier Stickstoff in die Atmosphäre führen kann.

Im Jahre 1885 zeigte nun Berthelot(1) zum ersten Male und in völlig überzeugender Weise, dass Ackererde aus dem Untergrund sich mit Stickstoff anreichert, dass dieser Prozess aber sistiert wird, wenn die Erde vorher durch Erhitzen auf 100° von lebenden Mikroorganismen befreit wird. Dadurch war der Beweis für die Bedeutung der Bodenbakterien erbracht. Weiterhin konnte später z. B. Henry (2) berechnen, dass die im Buchenwald festgelegte Stickstoffmenge, wenn man den Stickstoffgehalt des Holzes und der Blätter berücksichtigt, durch den Bodenstickstoff nicht gedeckt werden kann, auch wenn die aus der Atmosphäre zugeführten Stickstoffsubstanzen in Rechnung gezogen werden. Durch diese und ähnliche Versuche wurde die Aufmerksamkeit der Forscher auf die Bodenbakterien gelenkt und als Hellriegel (3) im Jahre 1886 die Fähigkeit der Leguminosen mit Hilfe ihrer Wurzelbakterien den Luftstickstoff zu binden entdeckt hatte, als Winogradsky (4) 1893 die ersten freilebenden Stickstoffbindner kennen lehrte, entstand ein neuer Zweig der Bakteriologie, die Bodenbakteriologie, deren Bedeutung mit der Erforschung stickstoffbindender Bakterien einsetzt und deren Wichtung mit der Umsetzung des Stickstoffs durch die Bodenflora steigt oder fällt. Heutzutage beschäftigen sich alle Agrikulturchemiker mehr oder weniger mit der Bakteriologie des Bodens. In Göttingen aber hat man diesem Fache ein spezielles und anziehendes Heim geschaffen.

Der Kreislauf des Stickstoffs.

In der Tat sind nur wenige Hinweise nötig, um die Wirksamkeit der Bodenbakterien schätzen zu lernen. Bieten wir der Pflanze den Stickstoff nicht in der für sie geeignetsten Form, als Nitrat, so bedarf es im allgemeinen der Wirkung von Bakterien, um den Stickstoff in diese Bindungsform zu bringen. So wird das Ammoniak durch die Nitrifikation in salpetersaures Salz übergeführt, so bedarf der in den Tierexkrementen ausgeschiedene Harnstoff der Vorbereitung für diesen Prozess durch seine Umwandlung in Ammoniumsalze mit Hilfe der harnstoffvergärenden Organismen. Andererseits unterliegt der in Pflanzenresten als Eiweiß festgelegte Stickstoff einem Abbau bis zum Ammoniak, wodurch er der weiteren Ausnutzung durch die Pflanze wieder zugeführt wird. Und schließlich muss es unser Ziel sein, der Entbindung von freiem Stickstoff durch Bakterien, die zu Zeiten weit über das Maß ihres tatsächlichen Geschehens hinaus gefürchtet wurde, entgegenzuarbeiten!

Arten stickstoffbindender Bakterien.

Gehen wir nun auf die stickstoffbindenden Bakterien im speziellen ein, so müssen wir zuerst bemerken, dass alle bisher bekannt gewordenen Organismen, welche den Luftstickstoff in sicher nachweisbarer und bedeutender Weise zu binden vermögen, dieser Klasse von pflanzlichen Organismen angehören. Die Angaben der Literatur über stickstoffbindende Schimmelpilze und Algen oder über das Stickstoffbindungsvermögen höherer Pflanzen stehen noch auf zu schwachen Füßen, als dass sie uns hier beschäftigen könnten[2]).

Knöllchenbakterien.

Die stickstoffbindenden Bakterien kann man in zwei Hauptgruppen einteilen: in solche, die in Gemeinschaft mit höheren Pflanzen, den Leguminosen, leben, und in solche, die im Boden ein freies und unabhängiges Dasein führen. Schon lange war dem praktischen Landwirt bekannt, dass Erbsen, Bohnen, Wicken, Lupinen und andere Hülsenfrüchte, sogen. Stickstoffmehrer, d. h. Pflanzen sind, die dem Boden Stickstoff zuzuführen imstande sind, während andererseits andere Kulturpflanzen wie Rüben, Kartoffeln und Getreidearten Stickstoffzehrer sein müssen. Nach langen Kontroversen über die Bedeutung der den Leguminosen eigentümlichen Wurzelknöllchen wurde nun von Hellriegel gezeigt, dass die Wurzelknöllchen der Leguminosen nur im unsterilen Boden entstehen. Weitere Forschung lehrte die Natur dieser Gebilde kennen. Die im Boden verbreiteten Knöllchenbakterien wandern durch die Wurzelhaare in die Wurzeln der Leguminosen ein, sie vermehren sich hier rasch, regen das die Zellen der Wurzel umschließende Gewebe zur lebhaften Vermehrung an und so entstehen die Knöllchen, deren außerordentlicher Eiweißreichtum der großen Masse der in ihnen abgelagerten Bakterien zuzuschreiben ist. Die Fähigkeit dieser Mikroorganismen, den Luftstickstoff zu binden, wurde experimentell erwiesen, nachdem es Beijerinck (5) gelungen war, sie auf einer, einen Absud von Papillionaceenblättern enthaltenden, Gelatine in Reinkultur zu züchten.

Ebenso wie auf chemischem Wege bedarf es auch für die Bakterien freier Energie, um den Stickstoff in gebundene Form überzuführen. Diese Energie steht ihnen bei der Zersetzung von kohlenstoffhaltigen Substanzen zur Verfügung, bei der Verbrennung des Kohlenstoffmaterials, das ihnen in diesem Falle durch die Pflanze geliefert wird, die es ihrerseits unter Ausnutzung der Sonnenenergie in Chloroplasten festlegt. So leben Pflanze und Bakterie in einer Gemeinschaft der gegenseitigen Unterstützung, einer Symbiose, bei der die Pflanze den

2) Auf die stickstoffbindende Torula von Ziekes (Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. 108 Abt. I. Juli 1909) sei hier in Erwartung noch eingehender Studien noch hingewiesen.

Bakterien das Kohlenstoff- und diese der Pflanze das Stickstoffmaterial liefert. Gut wird dieser Vorgang durch die Tatsache illustriert, dass die Wurzelknöllchen zur Zeit der Blüte am reichsten an Stickstoff sind, dass ihr Stickstoffgehalt zur Zeit des Fruchtansatzes sich auf die Hälfte vermindert hat und dass sie nach erlangter Reife der Frucht nur noch wenig stickstoffreicher sind als die knöllchenfreie Wurzel. Dadurch zeigt sich, wie die Pflanze den Knöllchen allmählich den Stickstoff entzieht.

Hier drängt sich naturgemäß die Frage auf, ob es nur eine Art von Knöllchenbakterien gibt? Vom Standpunkte der Systematik ist diese Frage schwer zu beantworten. Verschiedene Forscher haben verschiedene und sich widersprechende Einteilungen auf morphologischer Grundlage vorgenommen. Eins ist jedoch sicher, dass die Bakterien der Leguminosen sich verschiedenen Arten dieser Pflanzengattung gegenüber in einem verschiedenen Anpassungszustande befinden, dass es nicht ohne weiteres gelingt, mit den Bakterien einer Art eine andere Art zu infizieren und z. B. Erbsenbakterien auf Wicken zu übertragen. Wir finden hier ein Phänomen, das sich der Virulenzerscheinung der Bakterien gegen den tierischen Organismus vergleichen lässt. Denn auch hier gelingt es, ebenso wie bei gegen Tiere virulenten Bakterien durch Anpassung eine Art gegen eine artfremde Leguminosenpflanze virulent zu machen.

Clostridium.

Verglichen mit den Knöllchenbakterien führen die freilebenden Stickstoffsammler ein weniger beneidenswertes Dasein. Sie sind ganz auf sich und die Ausnutzung der im Boden nur spärlich vorhandenen geeigneten Kohlenstoffnahrung angewiesen. Winogradsky hat die erste bekannte Form durch die schöne Methode der Elektrokultur isoliert, die darauf beruht, dass man in einem künstlichen Nährsubstrat Bedingungen schafft, denen nur die gesuchten Mikroorganismen-Formen gerecht werden können. Er beimpfte eine stickstofffreie Glukoselösung, die die sonst nötigen Nährsalze enthielt, mit Erde. Nach Inkubation bei Bruttemperatur machte sich bald eine Buttersäuregärung unter Abgabe von Wasserstoff und Kohlensäure als Gärgasen bemerkbar, wenn der den hier wirksamen Bakterien giftige Sauerstoff durch eine Stickstoffatmosphäre verdrängt wurde. Die so vergorene Lösung hatte sich, wie Analysen zeigten, mit Stickstoff angereichert und aus ihr ließ sich eine *Clostridium*-förmige sporenbildende Bakterienart kultivieren und in Reinkultur gewinnen, die den ersten Typus der freilebenden Stickstoffbindner darstellt.

Azotobacter.

Der zweite Typus wird durch eine zuerst von Beijerinck (6) entdeckte Form repräsentiert, die im Gegensatz zum *Clostridium* von rundlicher Form ist. Die Isolierung dieser Form gelingt in

dünner Flüssigkeitsschicht und mit Mannit als Kohlenstoffquelle, welche die Auslese dieser Bakterienart bevorzugt; die Bakterien sind stark aerob, d. h. sauerstoffbedürftig, weshalb sie sich auf der Oberfläche der Flüssigkeit in einer dünnen Haut entwickeln können. Sie zeichnen sich durch einen außerordentlichen Reichtum an Stickstoff aus und in der Tat sind sie imstande, die größte bisher bekannte Menge Stickstoff, bezogen auf die Einheit des Energiematerials, zu assimilieren.

Verschiedene Arten freilebender Stickstoffbindner.

Beide Typen von freilebenden Stickstoffbindnern werden durch verschiedene Formen repräsentiert. Beijerinck lehrte von seiner *Azotobacter* genannten Klasse zwei Arten kennen, deren Unterscheidung hauptsächlich morphologisch bedeutsam ist. Bis zum Jahre 1906 war von den Clostridien nur die von Winogradsky aufgefundene Art bekannt. In diesem Jahre isolierte ich (7) ein Buttersäurebakterium, das ich infolge seiner Ähnlichkeit mit dem erstbekannten Stickstoffsammler auf sein Stickstoffbindungsvermögen prüfte. Die ersten Versuche bei direkter Abimpfung in stickstofffreie Nährlösung verliefen negativ. Es fand keine Bakterienvermehrung oder Gärung statt. Wurde jedoch der Nährlösung eine geringe Menge gebundenen Stickstoffs in Form von Ammoniak zugegeben und zwar eine Menge, die zur Vergärung der gebotenen Glukosemenge nicht ausreichte, so setzte eine Gärung ein, die bis zum völligen Verbrauch des Zuckers fortschritt, und die Lösung reicherte sich mit Stickstoff an.

Regeneration des Stickstoffbindungsvermögens.

Interessant war, dass die so vorbereiteten Bakterien, bei neuer Abimpfung in stickstofffreie Nährlösung, nun ohne die Anwesenheit von gebundenem Stickstoff Gärung und Stickstoffbindung hervorrufen konnten. Ich bezeichnete diese Anpassung als „Regeneration“ des Stickstoffbindungsvermögens in der Annahme, dass ich durch den langsamen Entzug des gebundenen Stickstoffs den Bakterien ihre ihnen infolge des Lebens auf stickstoffreichem Material verloren gegangene Fähigkeit zur Assimilation des Gases wiedergegeben hatte. Denn alle Stickstoffbindner sind imstande, auch gebundenen Stickstoff in der Nährlösung auszunutzen, wodurch ihr Energieumsatz günstig beeinflusst werden muss. —

Die Möglichkeit, Bakterien auf dem geschilderten Wege zur Stickstoffsammlung zu bringen, ist bedeutungsvoll, denn sie gestattet den Ausblick, dass in der Natur noch Formen solcher Organismen verbreitet sind, deren Vorhandensein uns mangels einer solchen Methode und mangels der Erkenntnis des leichten Verlustes der Stickstoffbindungsfähigkeit verborgen geblieben ist. Und wirklich hat Brede-

mann (8) mit Hilfe der Regeneration eine neue Art stickstoffbindender, den Clostridien verwandte Bakterien, aufgefunden.

Weiterhin waren die physiologischen Differenzen von Wichtigkeit, die zwischen den Winogradsky'schen und meinen Bakterien herrschen. Die strenge Anaerobiose der erst entdeckten Art machte ihre Bedeutung für die Anreicherung des Bodens mit Stickstoff recht problematisch. Wir finden im allgemeinen, dass strenge Anaerobier zu den Pathogenen gehören und dass sie in der Körperhülle des Tieres oder des Menschen die geeigneten luftfreien Räume für ihre Entwickelung finden. Wo sollten aber solche Bedingungen im Boden mit seiner doch porösen Struktur herrschen? — Es zeigte sich nun, dass meine Form auch bei verhältnismäßig hoher Sauerstoffspannung zu leben imstande ist, unter Bedingungen, wie sie in der Erdkruste sehr häufig zu finden sein dürften.

Verbreitung stickstoffbindender Bakterien.

Eine Hauptbedingung für die Bedeutung stickstoffbindender Bakterien ist ihre weite Verbreitung auf der Erdoberfläche. In der Tat konnte gezeigt werden, dass diese nützlichen Organismen sich überall da finden, wo Pflanzenwachstum anzutreffen ist. Der Boden ist ein Reservoir für die große Masse der den Stickstoffkreislauf vermittelnden Organismen, die Stickstoffsammler werden durch den Staubflug überall hingetragen und sie finden sich überall da, wo sich ihnen geeignete Vermehrungsbedingungen bieten. Spezielle Angaben über diese Bedingungen werden wir später machen. Sicher ist jedoch, dass kein Teil der Erdkruste pflanzenbewohnter Gegenden von ihnen frei ist. Die Knöllchenbakterien finden sich an allen natürlichen Standorten der Leguminosen. Der *Azotobacter* muss außerordentlich verbreitet sein. Denn er wurde in verschiedensten Teilen Europas, in Holland, Deutschland, Italien, Dänemark (9), in Amerika (10) und Afrika (11) isoliert, während im tropischen Asien eine ähnliche Form seine Funktion übernimmt (12). Auch die verschiedenen Formen stickstoffbindender Clostridien ließen sich aus Proben von Erde aus den verschiedensten Gegenden herauszüchten (13).

Energiequellen stickstoffbindender Bakterien.

Ein Mangel an diesen Bakterien im Boden wird deshalb weniger zu befürchten sein als das Fehlen geeigneter Vermehrungsbedingungen. Über die Knöllchenbakterien brauchen wir hier weiter nichts zu sagen, als dass ihre Entwickelung an das gleichzeitige Wachstum von Leguminosenpflanzen gebunden ist; ein unabhängiges Dasein führen sie im Boden, soweit bekannt, nicht. Die freilebenden Bakterien sind dagegen hauptsächlich von Kohlenstoffenergiematerial abhängig. Es fragt sich deshalb zuerst, welche Formen organischer Substanz sie für den Zweck der Stickstoffsammlung nutzbar machen können. Bei Clostridien sowohl wie Azotobacter kommen hier nun

vor allem die Kohlenhydrate, wie Glukose, verschiedene Disaccharide (Rohr- und Milchzucker), Stärke, daneben die ihnen verwandten hochmolekularen Alkohole, wie Mannit, in Frage (14), weniger geeignet, aber noch ausnutzbar, sind die Salze von Fettsäuren, besonders in Gestalt der Kalksalze.

Die Kombination stickstoffbindender Bakterien mit anderen Formen in gemeinsamer Reinkultur.

Schon häufig ist die Beobachtung gemacht worden, dass die Intensität der Stickstoffbindung in Erde die in Flüssigkeitskulturen stark übertrifft. Ersetzt man die Lösungen durch sterile Erde, so kann man immer noch zu keiner so guten Ausnutzung von Energiematerial wie bei der Verwendung frischer Erde gelangen. Dies ließ den Gedanken aufkommen, dass sich im Boden verschiedene Bakterien in ihrer Wirkung unterstützen, dass die Fortschaffung von Abfallprodukten eine intensivere Ausnutzung der Kohlenstoffquellezersetzung zulässt, ähnlich wie im Organismus der höheren Tiere eine im Vergleich zum Versuche in vitro beschleunigte Verdauung durch das Ineinandergreifen verschiedener Prozesse bedingt wird. Um einen Einblick in solche Vorgänge zu gewinnen, scheint es wenig aussichtsvoll, den sicheren Boden der Reinkultur zu verlassen und zu den alten Gefahren unentwirrbarer Gemische von Mikroorganismen zurückzukehren. Ich empfahl deshalb die Zusammenwirkung zweier Reinkulturen bei derartigen Prozessen zu untersuchen, wozu sich eine gute Gelegenheit in der Ausnutzung des wichtigsten Kohlenstoffmaterials für die Stickstoffsammlung, der Zellulose, bot, die stickstoffbindenden Bakterien allein unzugänglich ist. Wird aber die Zellulose in Flüssigkeitskulturen dem kombinierten Einfluss von zelluloselösenden und stickstoffbindenden Bakterien ausgesetzt, wozu sowohl Clostridien wie Azotobacter Verwendung finden können, so wird sie unter reichlicher Bindung von

Ausnutzung des Energiematerials in verschiedenen Konzentrationen durch *Clostridium Americanum* in Milligramm pro 1 g vergorenes Material.

Prozent der Kohlenstoffquelle	Traubenzucker	Rohrzucker	Stärke	Milchzucker	Mannit	Zellulose	
						Methangärung + *Clostridium*	Wasserstoffgär. + *Clostridium*
0,25 %	3,7	—	—	—	—	—	—
0,5 „	3,2	4,2	—	—	—	10,4	8,3
1 „	2,85	(1,4)?	2,3	3,7	3,2	5,4	7,7
2 „	2,0	2,8	1,7	3,1	1,7	3,4	—
4 „	1,2	1,8	—	—	—	—	—

Stickstoff vergoren. Bei den den Zellulosebakterien im Sauerstoffbedürfnis besser als Azotobacter entsprechenden Clostridien findet eine reichlichere Bindung von Luftstickstoff, vermittelt durch die Vergemeinschaftung der zwei verschiedenen Bakterienarten, statt, als durch die Vergärung irgend eines löslichen Kohlenstoffmaterials durch die Clostridien allein. Die Tabelle S. 71 illustriert diesen Vorgang (15).

Hier finden wir also schon eine Erklärung für die bessere Wirkung des natürlichen als des sterilen Bodens zum Zwecke der Stickstoffbindung.

Ausnutzung des Energiematerials.

Die Tabelle belehrt uns aber über eine noch weitere Tatsache. Wie man sieht, hängt die Ausnutzung des Energiematerials von seiner Konzentration in der Lösung ab und als allgemeines Gesetz gilt, dass, je geringer die Konzentration des Energiematerials, desto größer die auf die Einheit der Energiequelle gebundene Menge Stickstoff. Wie neuestens mit *Azotobacter* angestellte Versuche von C. Hoffmann und B. W. Hammer (16) ergaben, steht auch hier die Stickstoffbindungsenergie im umgekehrten Verhältnis zur Konzentration der Kohlenstoffquelle, was durch folgende, allerdings mit Mischkulturen gewonnene Resultate illustriert wird.

Ausnutzung des Energiematerials in verschiedenen Konzentrationen durch *Azotobacter* in Milligramm pro 1 g vergorenes Material.

Prozent der Kohlenstoffquellen	Mannit	Traubenzucker	Milchzucker
0,5 %	11,40	—	—
1 „	8,25	—	—
2,5 „	8,21	2,19	9,41
5 „	7,45	1,65	4,64
10 „	—	0,72	1,50

Dieser Befund ist nun insofern von Wichtigkeit, als in der Natur ja immer Bedingungen herrschen werden, welche die schwachen Konzentrationen bevorzugen, so dass wir unter natürlichen Verhältnissen auf eine besonders gute Verwertung der Kohlenstoffnahrung stickstoffbindender Bakterien nicht nur durch die Vergemeinschaftung der Bodenbakterienflora, sondern auch durch Ausnutzung geringer Mengen, bezogen auf die Volumeneinheit der Erdkruste, rechnen können!

Bedeutung der Zellulose für die Stickstoffbindung in der Natur.

Wir haben schon darauf aufmerksam gemacht, dass die im Boden herrschenden Bedingungen bedeutungsvoller für seinen Ge-

halt an stickstoffumsetzenden Bakterien sind als die mögliche Zufuhr der uns nützlich erscheinenden Bakterien durch Impfung. Weiterhin wurde darauf hingewiesen, wie sehr die Entfaltung des Stickstoffbindungsvermögens gerade von der Anwesenheit der nötigen Kohlenstoffenergiequellen abhängig ist. Lösliche Kohlenhydrate oder gar höhere Alkohole werden immer nur in verhältnismäßig geringer Menge in der Erdkruste vorhanden sein. Überdies verfallen sie wegen ihrer leichten Angreifbarkeit sicher zum Teil der großen Zahl der wenig nützlichen Mikroorganismen, die mit ihrer Hilfe den noch vorhandenen Stickstoff des Bodens in von der Pflanze erst auf dem Umwege anderer Bakterienzersetzungen ausnutzbaren Eiweißstickstoff festlegen werden. Die Zellulose aber gelangt in Pflanzenresten, in Wurzeln, Stengeln und Blättern – letztere besonders im Walde, in verhältnismäßig großer Masse in die oberen Bodenschichten. Ihr Zerfall ist dort ein überraschend schneller, ein weit rapiderer als sich unter Laboratoriumsbedingungen selbst bei den im Boden kaum herrschenden günstigsten Temperaturgraden erreichen lässt. Die zellulosezersetzenden Bakterien wirken des weiteren immer nur in direkter Berührung mit ihrem spezifischen Kohlenstoffmaterial; sie werden deshalb weniger als andere Mikroorganismen Gelegenheit haben, die in der Erde versprengten Depots an ausnutzbarem Stickstoff anzugreifen. Deshalb liegt der Gedanke, dass sie auch im Boden in Gemeinschaft mit Stickstoffsammlern arbeiten, besonders nahe.

Umsetzung der Zellulose im Boden.

Nicht nur die Zwischenprodukte des Zelluloseabbaus, die, wie inzwischen ausgeführte Untersuchungen ergaben, lösliche Kohlenhydrate sind, sondern auch das Endprodukt der Zellulosegärung, die fettsauren Salze, sind, wie vorher gesagt, der Ausnutzung durch stickstoffbindende Bakterien noch zugänglich. Auch die in Flüssigkeitskulturen verloren gehenden gasförmigen Produkte, Wasserstoff, Methan und Kohlensäure werden im Boden nicht ungenutzt in die Atmosphäre entlassen werden. Denn die erstgenannten Gase können bekanntlich als Energiequellen für gewisse Bakterienarten dienen, die mit ihrer Hilfe Kohlenstoff festlegen, während sich die Kohlensäure an der Löslichmachung des Gesteins und der damit verknüpften Beschaffung nützlicher Salze beteiligen wird. So kann z. B. phosphorhaltiges Gestein aufgeschlossen werden. Die Zellulosezersetzung wirft nun einiges Licht auf die Bedeutung der in der Praxis häufig angewandten Kalkung, d. h. des Ausstreuens von kohlensaurem Kalk. Um die Zersetzung der Zellulose zu einer vollständigen zu machen, bedarf es in Flüssigkeitskulturen einer dauernden Abstumpfung der frei werdenden Fettsäuren. Der dem Boden zugeführte Kalk wird diese Funktion übernehmen und somit gleich-

zeitig einer Versäuerung des Bodens vorbeugen. Auch die Düngung mit Phosphaten wird die Stickstoffbindung nicht unbeeinflusst lassen; denn Kalk und Phosphorsäure sind nötige Attribute, um eine hohe Stickstoffassimilation zu erzielen, wie sie in verschiedenen Versuchen nachgewiesen wurde. Auf diese Weise greifen die in der landwirtschaftlichen Praxis geübten Bodenbehandlungsmethoden ineinander, um den Stickstoff der Luft auszunutzen. Auch die Lüftung trägt dazu bei, diesen Prozess anzuregen und der Pflanze das Leben zu erleichtern. So wird die Nützlichkeit der Brache, auch wenn sie mit der Intensivausnutzung des Bodens in unserer Zeit nicht mehr konkurrieren kann, nicht zum wenigsten durch das Phänomen der Stickstoffaufnahme aus der Luft eine Erklärung finden.

Die Zuführung geeigneter Kohlenstoffquellen.

Bei alledem vermissen wir in unseren bisherigen Ausführungen noch einen Beweis für die Behauptung, dass der vom Stickstoffsammler festgelegte Stickstoff in Wirklichkeit von den Pflanzen ausgenutzt wird. Dieser Beweis ist in neuerer Zeit Koch (17) in unzweifelhafter Weise geglückt. Er begoss den Boden mit Zuckerlösungen und verfolgte genau die Anreicherung desselben mit Stickstoff unter dem Einfluss der natürlichen Mikroorganismenflora. Die Stickstoffmenge, welche pro Gramm Zucker gebunden wurde, stieg dabei bis auf 8—10 mg. Die höchste Stickstoffmenge, welche in 100 g Boden gebunden wurde, betrug 80 mg, wozu 13 wöchentliche Gaben von 2% Glukose nötig waren. Bemerkenswert ist, dass die Stickstoffanreicherung schon bei 15° nachweisbar war, nicht dagegen bei 7°; durch Frost wurde die stickstoffbindende Kraft des Bodens stark herabgesetzt, so dass sie sich erst nach Monaten erholte. Weiterhin wurde nun durch Versuche nachgewiesen, dass der von den Bodenbakterien gebundene Stickstoff nicht in einer den Pflanzen fürs erste unzugänglichen Form festgelegt wird, denn er wurde schnell nitrifiziert. Dementsprechend bewirkte er auch in Kulturen mit Hafer, Zuckerrüben und Buchweizen gegenüber dem unbehandelten Lehmboden des Göttinger Instituts eine bemerkenswerte Ernteerhöhung, die z. B. durch folgende Tabelle veranschaulicht wird (l. c. Taf. XI).

Hafer-Vegetationsversuch 1906.

Boden Dezember 1906 mit 2% Rohrzucker behandelt.

			Ohne Zucker.	Mit Zucker.	
Frühjahr 1906	Gesamt-N.		94,4	115,0	mg in 100 g Boden
	Nitrat-N.		1,6	4,3	
Herbst 1906	Erntetrockensubstanz		100	218	
	Ernte-N.	Körner	100	338	
		Stroh	100	213	

Im ersten Jahre erschien nur ein Teil des im Boden gebundenen Stickstoffs in der Ernte wieder. Die günstige Wirkung des Zuckergusses war aber noch in den drei folgenden Jahren, ja im vierten Jahre ausgeprägt (Koch 18).

Da in dem mit Zucker behandelten Boden eine starke Vermehrung stickstoffbindender Bakterien, sowohl Azotobacter wie Clostridien, zu beobachten war, so geht aus den Resultaten auf das klarste hervor, dass der von ihnen festgelegte Stickstoff den Kulturpflanzen in der Tat zugute kommt.

Die hier beschriebenen Versuche haben nun vornehmlich theoretisches Interesse, denn Zucker ist ein bei weitem zu kostspieliges Material, als dass es in der landwirtschaftlichen Praxis zur Anreicherung des Bodens mit Stickstoff Verwendung finden könnte. Der Ersatz des Zuckers durch Stroh gab Koch in den ersten Versuchen kein klares Resultat. Als er (19) aber auf Grund meiner vorher erwähnten Versuche über die Verwendung von Zellulose als Energiematerial für die Stickstoffbindung neue Versuche mit dieser Kohlenstoffquelle im Boden unternahm, erhielt er auch hier Stickstoffanreicherung und zwar ebenso wie in meinen Reinkulturversuchen in bemerkenswert hoher Ausnutzung der Zellulose. Sie war viel stärker als die mit Glukose erzielte, wie folgende Zahlen zeigen:

per Gramm verbrauchte Glukose 6,502 mg N.
„ „ „ Zellulose 9,874 „ „

Diese Versuche wurden mit Zellulosebakterien aus Mist angestellt. Solche aus Erde, Kompost und Kanalschlamm bewirkten einen weit schwächeren Angriff auf die Zellulose, wobei die vorher mit den Bakterien aus Kanalschlamm infizierte bisweilen sogar zu Stickstoffverlusten führte! Koch gibt für diesen Ausfall zwei mögliche Gründe an: einmal könnten die Erde, Kompost- oder Kanalschlammbakterien Abbauprodukte der Zellulose liefern, welche den Stickstoffsammlern unzugänglich sind, oder es handelt sich bei den nicht aus Mist stammenden Bakterien um Formen, die mit Hilfe von Zellulose als Energiequelle eine Denitrifikation bewirken. Denn es gelingt leicht, durch Beimpfen von Zelluloseaufschwemmungen, mit Kanalschlamm oder auch Erde eine kräftige Denitrifikation zu bewirken. Die erste Erklärungsweise von Koch wird durch inzwischen von mir angestellte Untersuchungen widerlegt, die zeigen, dass der fermentative Abbau der Zellulose durch die verschiedenen Formen zellulosezersetzender Bakterien zu Zucker, vornehmlich Glukose, führt. Da es hauptsächlich dieses Abbauprodukt der Zellulose ist, welches von den in Gemeinschaft mit zellulosezersetzenden Bakterien wirkenden Stickstoffsammlern ausgenutzt werden dürfte, so kann der verschiedene Ausfall der Stickstoffanreicherung im Boden in Gegenwart von Zellulosebakterien verschiedenen Ursprungs nicht einer wechselnden Ausnutzbarkeit der Zelluloseabbauprodukte ver-

schiedener Zellulosebakterien zugeschrieben werden. Durch diese Resultate wird auch gezeigt, dass die hohen Stickstoffbindungswerte bei der Ausnutzung der Zellulose nicht einer besonderen Eignung dieses Materials für die Stickstoffsammler zugeschrieben werden kann, da schließlich doch Zucker zur Vergärung kommen. Die Metabiose der zellulose- und stickstoffsammelnden Bakterien ist für dieses Resultat verantwortlich, da, wie ich schon früher ausführte, die Zellulosebakterien einen Teil des von den Stickstoffsammlern festgelegten Stickstoffs an sich reissen und festlegen, so dass also zur Zerlegung der Energiequelle mehr Bakterienindividuen nötig sind als bei der Vergärung einer löslichen Kohlenstoffenergiequelle durch die Stickstoffbindner allein.

Die zweite Erklärung von Koch für die verschiedene Ausnutzung der Zellulose im Boden durch die Gegenwart von Zellulosebakterien verschiedenen Ursprungs ist demnach die richtige. Es handelt sich im Boden um eine Konkurrenz der Zellulosebakterien, die Denitrifikation oder keine solche bewirken, wobei die letzteren zusammen mit Stickstoffsammlern Stickstoff aus der Luft festlegen können. Da nun gerade die erstgenannten Formen im Boden die verbreitetsten sind, da sie sich auch bei der Kompostierung anhäufen, so ist klar ersichtlich, von welcher Bedeutung es ist, dem Boden und auch dem Kompost die für die Stickstoffsammlung geeigneten Zellulosezersetzer zuzuführen. Sie haben eine dauernde Vegetationsstätte im Darm pflanzenfressender Tiere, denen sie, wie aus dem Gesagten klar wird, in ähnlicher Weise wie den stickstoffbindenden Bakterien die Abbauprodukte der Zellulose in Gestalt von Zucker zugänglich machen. Von dort gelangen sie in den Mist und mit ihm auf die Felder. Wir sehen also hier eine neue Bedeutung des natürlichen Düngers hervortreten. So wird auch die günstige Wirkung der Beidüngung von wenig Mist bei der Gründüngung erklärt, bei der wir reichlich zellulosehaltiges Material in den Boden bringen, worauf Koch schon hingewiesen hat.

Ohne Frage wird der durch Zellulose gebundene Luftstickstoff von den Pflanzen genau so gut ausgenutzt wie der durch Zuckerguss assimilierte. Durch die mögliche Verwendung dieser reichlich vorhandenen Kohlenstoffquelle gewinnt die Stickstoffbindung durch freilebende Bakterien ein ganz anderes Ansehen wie früher. Besonders kann auch daran gedacht werden, durch Kompostierung von Stroh unter geeigneter Ausschaltung denitrifizierender und geeigneter Ausnutzung von Mistbakterien ein für die Landwirtschaft wertvolles Stickstoffbindungsenergiematerial zu gewinnen.

Einfluss der Algenentwickelung auf die Stickstoffbindung.

a) Im Boden.

In der freien Natur wird die Anreicherung des Bodens mit Kohlenstoffquellen für Stickstoffbindner häufig von Algen über-

nommen, die die Luftkohlensäure in Chloroplasten festlegen. So ist es eine alte Erfahrung, dass ein sich mit Algen begrünender Acker eine gute Ernte verspricht. Auch experimentell ließ sich der Beweis führen, dass Mischkulturen von Algen und Bodenbakterien in rein mineralischer stickstofffreier Nährlösung Luftstickstoff festlegen (20). Wird Sand in Töpfen mit einem Gemisch von Algen und Bakterien geimpft, so nutzen Kulturpflanzen wie Buchweizen, Senf, Mais und Kresse den durch die Metabiose der niederen Organismen gebundenen Stickstoff aus und zwar ebensogut wie eine gute Chilisalpeterdüngung (21). Doch sind offenbar nicht alle Algen für das Zusammenleben mit stickstoffbindenden Bakterien geeignet. Dazu kommt, dass wir bisher keinen Weg kennen, um geeignete Algen auf Boden zur üppigen Entwickelung zu bringen (17).

b) Im Meere.

Ganz anders liegen die Verhältnisse im Meere. Hier lagern sich Algen besonders in der Nähe der Küste in ungeheuren Massen ab. Auf photosynthetischem Wege produzieren sie ihre kohlenstoffhaltige Substanz, die zum großen Teil aus dem den meisten Bakterien unzugänglichen Agar-Agar, dem bekannten Erstarrungsmittel für Nährlösungen, besteht. Diese Substanz dürfte im Meere dieselbe Rolle spielen wie die Zellulose im Boden. Auch sie widersteht einem schnellen Abbau durch die überwiegende Menge der Meeresmikroorganismenflora, genau wie die Zellulose der Hauptmasse der Bodenbakterien. Zu ihrer Zersetzung, die von einer bekannten Bakterienform, dem *Bacillus gelaticus* und verschiedenen Diatomeenarten vollzogen wird, bedarf es einer zur Ernährung dieser Agarzerstörer nötigen Menge assimilierbaren Stickstoffs. Dieser Stickstoff wird ihnen durch stickstoffbindende Bakterien, die im Meere verbreitet sind, geliefert, so dass also Algen, agarzersetzende und stickstoffbindende Mikroorganismen in einer für die Anreicherung des Meeres und die sonstige Entwickelung der Meeresflora und -fauna nützlichen Gemeinschaft leben. Diese Anschauung wird durch folgende Punkte gestützt. Erstens genügt die dem Meere aus der Luft und durch die Verwesung des organischen Detritus oder die Zuführung durch Flüsse zukommende Stickstoffmenge nicht, um den Gehalt des Meeres an Stickstoff zu erklären und der Denitrifikation des Meeres, die durch die Auffindung denitrifizierender Bakterien bewiesen ist, das Gleichgewicht zu halten, zweitens ist auffallend, dass die stickstoffbindenden Bakterien gerade als Epiphyten auf Algen häufig gefunden wurden und drittens konnte durch Versuche bewiesen werden, dass es in der Tat gelingt, durch das Zusammenwirken von agarzersetzenden und stickstoffbindenden Bakterien mit Agar als Energiequelle reichliche Festlegung des Luftstickstoffs zu erzielen (22).

Durch diese Betrachtung erweitert sich demnach die Bedeutung stickstoffbindender Bakterien für den Haushalt der Natur. Auf dem festen Lande ebenso wie im Meere üben sie ihre wertvolle Tätigkeit aus.

Impfversuche mit stickstoffbindenden Bakterien.

Nachdem wir so die Nützlichkeit stickstoffbindender Bakterien auf Grund unserer bisherigen Kenntnis der Wirkungsweise dieser Lebewesen erörtert haben, drängt sich naturgemäß die Frage auf, ob wir imstande sind, ihre Tätigkeit im Boden durch künstliche Zuführung zu verstärken? Die unzweifelhafte Überlegenheit der Düngung mit natürlichem Mist im Vergleich zu den künstlichen mineralischen Düngstoffen, die durch den Unterschied in der Menge oder in der Form der zugeführten nötigen Nährsalze keine genügende Erklärung finden kann, ist z. T. sicher auf die Zufuhr geeigneter Mikroorganismen mit dem Mist, ihrer Brutstätte bei geeigneter Temperatur, zurückzuführen. In der besseren Ausnutzung der Zellulose haben wir schon einen Erklärungsversuch für diese Erscheinung angeboten.

Sehr bald nach der Entdeckung der Wirkungsweise stickstoffbindender Bakterien wurde der Gedanke, dem Boden diese Förderer des Pflanzenwuchses durch Impfung zuzuführen, mit Enthusiasmus aufgenommen, was im Hinblick auf die zahlreich gelungenen Impfversuche der medizinischen Bakteriologie nicht in Erstaunen versetzen kann. Die Aufzählung aller hierher gehörigen Versuche erscheint in Berücksichtigung ihrer mangelnden Erfolge zwecklos.

a) Mit freilebenden Bakterien.

Wir haben schon darauf hingewiesen, dass es nicht der Mangel geeigneter Bakterien im Boden, sondern das Fehlen geeigneter Vermehrungsbedingungen ist, welche die Impfversuche mit freilebenden Stickstoffsammlern von vornherein wenig aussichtsvoll erscheinen lassen. Die im Vergleich zu den Misserfolgen wenig zahlreichen Ernteteigerungen bei Impfung mit *Azotobacter* dürften vielleicht doch dadurch ihre Erklärung finden, dass gerade diese Bakterienart in manchen Böden nicht anzutreffen ist. Jedenfalls muss bei derartigen Impfverfahren auf die Beschaffenheit des Impfmaterials großer Wert gelegt werden. Wie schon besprochen, verlieren Stickstoffsammler bei der Kultur auf den stickstoffreichen Nährmedien des Laboratoriums ihre Fähigkeit zu assimilieren. Es empfiehlt sich daher, sie den natürlichen Bedingungen wieder anzupassen und sie z. B. im Boden zu kultuvieren, der zur besseren Entwickelung einen Glukosezusatz erhalten kann (23). Doch darf man bei den sich so häufig widersprechenden Resultaten der Bodenimpfung mit freilebenden Stickstoffbindnern jedenfalls noch zu keinem positiv günstigen Urteil kommen.

b) Mit Knöllchenbakterien.

Anders liegen die Verhältnisse natürlich, wenn wir in der Lage sind, durch Schaffung der geeigneten Vermehrungsbedingungen den Bakterien das Leben möglich zu machen. Dazu sind wir befähigt, indem wir einen Acker mit Leguminosen bestellen, wodurch die Knöllchenbakterien zur Vermehrung gebracht werden. Auf diesem Verfahren beruht wenigstens teilweise der Wert der Gründüngung. Dass das Wachstum der Leguminosen sich nun unter Umständen durch Impfung mit Knöllchenbakterien steigern lässt, scheint eine bewiesene Tatsache. Sie findet ihre Erklärung nicht nur darin, dass Knöllchenbakterien im Boden ohne die Wirtspflanzen auf die Dauer doch keine geeigneten Erhaltungsbedingungen finden dürften, sondern auch in der schon erwähnten Anpassung der Bakterien an die einzelnen Arten der Schmetterlingsblütler. Besonders wirksam sind Impfungen mit Knöllchenbakterien im Neuland, speziell in Mooren, die einer Bebauung erst erschlossen werden sollen, denn hier sind erklärlicherweise noch keine Wurzelbakterien angesiedelt. Schon von altersher hat man auf Grund empirischer Erfahrungen für diesen Zweck Kulturerde verwandt, die nach dem Urteil mancher Forscher (24) auch jetzt den Reinkulturen überlegen ist. Andere dagegen wollen mit künstlich hergestellten Präparaten bessere Erfolge erzielt haben. Zur Gewinnung der Bakterien muss man aber besondere Vorsichtsmaßregeln innehalten. Man entnimmt sie Knöllchen aus Pflanzen, die schon mehrfach in demselben Boden gewachsen waren, wodurch die Anpassung der Bakterien verstärkt wird. Die Impfung geschieht besser nicht durch direktes Ausstreuen im Boden, sondern durch Infizierung der Samen kurz vor der Aussaat. Um der schädigenden Wirkung der Samenausscheidungen auf die Bakterien vorzubeugen, verteilt man sie nicht in reinem Wasser, sondern in 1—2%iger Pepton- oder Traubenzuckerlösung, um sie dann auf die Samen zu bringen. Zahlreich sind die Vorschläge, die für die beste Form der Impfung mit Knöllchenbakterien gemacht wurden. Erst langjährige Erfahrung in verschiedenen Gegenden wird hier das entscheidende Wort sprechen können. Eins steht aber als bewiesene Tatsache fest, dass das Wachstum der Leguminosen durch passend geleitete Vergemeinschaftung mit den ihnen erforderlichen Bakterien sehr gefördert werden kann, ein wichtiger Erfolg der angewandten Bodenbakteriologie und ein neuer Beweis für die Bedeutung der stickstoffsammelnden Bakterien für die Landwirtschaft.

Schluss.

Blicken wir auf die Ergebnisse der bisherigen Forschung über stickstoffbindende Bakterien zurück, so wird uns die Wichtigkeit dieser seltsamen Organismen für den Haushalt der Natur klar vor die Augen treten. Die wenigen Gegner dieser Anschauung ver-

gessen, dass das Vorkommen der an die Ausnutzung des Luftstickstoffs angepassten Organismen schon an sich ein Beweis für die Bedeutung der von ihnen übernommenen Funktion ist. Denn ohne die Bedingungen, welche die Selektion so gearteter Lebewesen begünstigen, wäre ihre Entwickelung schon an sich gehemmt worden. Ursache und Wirkung, die das kausale Geschehen einer in Evolution begriffenen Welt bedingen, greifen auch hier ineinander, so dass man aus der Wirkung auch auf die Wichtigkeit der Ursache und die Bedeutung des Inerscheinungtretens der ausgelösten Funktion, d. h. in unserem Falle der Schaffung stickstoffbindender Organismen rückschlussfolgern kann (25).

Die Lösung der Frage, in welcher Weise und bis zu welchem Grade es uns gelingen kann, über das Maß der bisherigen Erfolge hinaus, die Mitwirkung stickstoffsammelnder Organismen im Dienste der Kulturpflanzen auszunutzen, wird nur die Erfahrung lehren können. Eingehende Studien ihrer Lebensweise und der anderer am Stickstoffumsatz im Boden beteiligter Organismen auf Grund einer möglichst scharfen chemischen Präzisierung und gestützt auf eine einfachere Fragestellung, als bisher von vielen nach dem noch unmöglichen Erfolge haschenden Forschern, in Anwendung kam, wird hier Bedingung sein.

Die praktischen Erfolge der reinen Chemie, den Luftstickstoff in eine für die Pflanzenwelt geeignete Bindung überzuführen, werden eine schwere Konkurrenz für die Bestrebungen der Bodenbakteriologie sein. Doch müssen beide Forschungszweige ineinander greifen, um den Nutzen für die Landwirtschaft zu einem möglichst vollkommenen zu machen.

Charlottenburg, 27. November 1910.

Literatur.

1. Berthelot. Compt. rend. de l'Acad. T. **101** (1885), 775.
2. Henry. Journ. d'agriculture pratique **1897**, II, 411.
3. Hellriegel. Landw. Vers.-Station. **33** (1886), 464.
4. Winogradsky. Compt. rend. de l'Acad. T. **116** (1893), 1385.
5. Beijerinck. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., **12** (1892), 687.
6. — II. Abt., 7 (1901), 561.
7. H. Pringsheim. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., **16** (1906), 795. **20** (1908), 248.
8. Bredemann. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., **22** (1908), 44.
9. Verbreitung des *Azotobacter* in Europa.
   a) Holland. Beijerinck l. c. Beijerinck und van Delden. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 9 (1902), 33.
   b) Deutschland. Gerlach u. Vogel. Centralbl. f. Bakt., II. Abt. 8 (1902), 673. v. Freudenreich ebenda. **10** (1903), 516 und andere.
   c) Italien. Perotti. Atti delle R. Acad. dei Lincei vol. **15**, fasc. 5.
   d) Dänemark. Christensen. Centralbl. f. Bakt., II. Abt. **17** (1906), 109.
10. Lipmann. Ann. Rep. New Jersey Agric. Exp. Stats. **24** (1903), 217. **25** (1904), 247.
11. Ashby. Journ. Agric. Science **2** (1907), 48.
12. de Kruyff. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., **26** (1910), 54.

13. H. Pringsheim. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., **20** (1908), 248. Bredemann ebenda. **23** (1909), 385.
14. — Centralbl. f. Bakt., II. Abt., **20** (1908), 248. Gerlach und Vogel. Ibid., **8** (1902), 671.
15. — Centralbl. f. Bakt., II. Abt., **23** (1909), 300.
16. Hoffmann und Hammer. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., **28** (1910), 127.
17. Koch, Litzendorff, Krull u. Alves. Journ. f. Landwirtsch., **55** (1907), 375.
18. A. Koch. Journ. f. Landwirtsch. **1909**, 269.
19. — Centralbl. f. Bakter., II. Abt., **27** (1910), 1.
20. Kossowitsch. Botan. Zeitg. **52** (1894), Abt. I, 112.
21. Builhac und Giustiniani. Compt. rend. de l'Acad. T. **137**, 1274.
22. H. und E. Pringsheim. Centralbl. f. Bakter., Abt. II, **26** (1910), 227.
23. Strañák. Zeitschr. f. d. Zuckerindustrie in Böhmen. **33** (1909), 599.
24. H. v. Feilitzen. Centralbl. f. Bakt., Abt. II, **23** (1909), 374. **26** (1909), 345.
25. Vgl. in bezug auf diese Beziehungen Hans Pringsheim. Die Variabilität niederer Organismen. Eine deszendenztheoretische Studie. Berlin, Julius Springer, 1910.

Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden.

Von Dr. Georg Papanicolau.
(Aus dem zoologischen Institut von München.)

Anhang.

Es war meine Arbeit[1]) schon im Druck, als ich zwei neue Arbeiten über die Fortpflanzung der Daphniden erhielt. Ich werde sie deshalb hier in einem Anhang kurz besprechen.

Die erste Arbeit ist von U. v. Scharffenberg[2]), die in Leipzig und Lunz unter der Leitung Herrn Professors Woltereck angefertigt worden ist. Sch. hat die Gattung *Daphnia magna* besonders in bezug auf die Bildung der Abortivdauereikeimgruppe und den Einfluss der Ernährung auf den Verlauf des Zyklus untersucht.

Was die erste Frage betrifft, so bestätigen seine Resultate nicht die von Weismann durch Untersuchungen an *Daphnia pulex* und *Simocephalus vetulus* gewonnene Ansicht, „dass die Abortivdauereikeimgruppen in der ersten und bei *Daphnia pulex* auch in der zweiten Generation stets fehlen und erst in der dann folgenden Generation auftreten". Sch. konnte im Gegenteil „für das Auftreten der Abortivdauereikeimgruppe überhaupt keine Regel aufstellen", da „sie sich bei allen Weibchen jeglicher Generation und Brut, bei gut und schlecht ernährten Exemplaren gezeigt hat". Demgemäß sind die allgemeinen Anschauungen Weismann's über die durch Naturzüchtung bewirkte allmähliche Ersetzung der gamogenetischen Fortpflanzungsweise durch die parthenogenetische, soweit sie auf diese Tatsache gestützt sind, nicht berechtigt.

1) Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden. Biol. Centralbl. XXX, Nr. 22—24.

2) Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von *Daphnia magna*. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1910, Bd. III.

Was nun den Einfluss der Ernährung auf den Verlauf des Zyklus angeht, stimmen die Ergebnisse von Sch. ganz mit den meinigen überein. Reichliche Nahrung begünstigt die Parthenogenesis, allmähliche Erschöpfung der Nahrung wirkt zugunsten der Gamogenesis, während die vollständige Nahrungsentziehung eine Beschränkung der Individuenzahl, aber keine Begünstigung der gamogenetischen Fortpflanzung bewirkt. Wenn Sch. längere Zeit hindurch in Hunger kultiviert hätte, würde er auch die von mir beschriebenen Degenerationserscheinungen beobachtet haben.

Auch in einer anderen Hinsicht stehen die Resultate von Sch. in Übereinstimmung mit den meinigen. Es handelt sich um die Bestätigung, dass die Tendenz zur gamogenetischen Fortpflanzung nicht bloß von Generation zu Generation, sondern auch von Wurf zu Wurf zunimmt. Die Tiere der ersteren Generationen und Würfe, die proterogenotoken Tiere, wie ich sie genannt habe, zeigen eine zu starke Tendenz zur Parthenogenesis auf — deshalb ist bei ihnen die Einwirkung der Nahrungsentziehung zugunsten der Gamogenesis zu schwach ausgesprochen, während bei späteren Generationen und Würfen, also bei metagenotoken Tieren, sie viel deutlicher in die Erscheinung tritt. Das ist von großer Bedeutung für die Beurteilung der Kulturergebnisse der früheren Daphnidenzüchter, welche bei der Prüfung derselben Faktoren ganz verschiedene Resultate gehabt haben. Einige konnten den Einfluss bestimmter äußerer Faktoren bestätigen, andere nicht. Die Erklärung dieser Tatsache liegt vielleicht darin, dass bei den verschiedenen Fällen Tiere verschiedener Genealogie und damit verschiedener Tendenz als Stammtiere angewendet worden sind.

Während soweit Übereinstimmung herrscht, weicht Sch. von mir darin ab, dass nach seiner Ansicht der Einfluss der Ernährung kein direkter sei, sondern ein durch Naturzüchtung erworbener (s. S. 40). Diese Ansicht ist ganz theoretischer Natur, während die entgegengesetzte Anschauung durch meine Darmzellenuntersuchungen gestützt werden kann.

Über den Einfluss der Temperatur gibt uns Sch. keine genaueren Aufschlüsse. Seine Experimente beschränken sich auf einige wenige Kälteversuche bei einer allzu niedrigen Temperatur von 2—4° C. Wie ich schon durch genauere Versuche bewiesen habe, führt aber eine solche Kulturmethode, genau wie der Hunger, zu einer Schädigung und Degeneration der Tiere. Sie ist also nicht zum Studium physiologischer Vorgänge anwendbar. Ich betrachte deshalb die Temperaturversuche des V. als ungenügend, um ein Bild von dem Einfluss dieses Faktors zu geben.

Die Polemik, welche Sch. gegen die Erklärung aller dieser Fortpflanzungsversuche durch die Kernplasmatheorie R. Hertwig's richtet, finde ich unberechtigt. Es scheint mir, dass Vf. bei der

Prüfung dieser Theorie drei Fehler begangen hat: 1. er hat als Gegenstand seiner Messungen die Eier genommen, die, wegen ihres Reichtums an Dotter, kein richtiges Bild von den Größenverhältnissen des Protoplasmas zum Kern geben können; 2. er hat bei seinen Messungen auch die Dottermasse in Betracht gezogen; 3. er hat diese Fragen auf Schnittserien studiert, wobei es natürlich unmöglich ist, die genaue Größe der Kern- und Protoplasmamasse zu berechnen. Deshalb betrachte ich seine Untersuchungen in dieser Hinsicht als unzureichend für die Beurteilung der Lehre von der Kernplasmatheorie, die jedenfalls nicht aus theoretischen Anschauungen, wie es vielmals unrichtigerweise gesagt worden ist, sondern aus experimentellen Tatsachen herausgebildet worden ist. Dass Issakowitsch ohne experimentelle Untersuchungen eine Erklärung der komplizierten Fortpflanzungsverhältnisse bei den Daphniden durch diese Theorie versucht hat, ist kein Beweis gegen die Berechtigung einer solchen Anwendung.

Merkwürdig scheint es mir, dass Vf. zum Resultat gekommen ist, dass das Erscheinen der Männchen ganz regellos ist und in keiner Beziehung zur Temperatur und Ernährung steht. Wenn also in einem Tümpel irgendein äußerer ungünstiger Faktor, z. B. Nahrungsmangel eintritt, würde die Zahl der gamogenetischen Weibchen übermäßig zunehmen, während die Zahl der Männchen unverändert bleiben würde. In einem solchen Fall wäre die Befruchtung der Dauereier, die eine notwendige Vorbedingung zu ihrer Entwickelung und noch mehr zu ihrer Erhaltung ist (s. S. 19) gar nicht gesichert. Es ist also unmöglich, die Modifikationsmöglichkeit der Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden durch äußere Einflüsse als das Resultat einer Anpassung zu betrachten. Und doch vertritt Vf. diese Ansicht auf Seite 40 seiner Arbeit, indem er schreibt: „Durch Naturzüchtung mag nun ferner erworben sein, dass reichliche Ernährung die wachsende Tendenz zur sexuellen Vermehrung dennoch unterdrücken kann, da unter günstig bleibenden Lebensbedingungen Parthenogenesis für die Ausbreitung der Art von unschätzbarem Werte ist; ferner dass schwache Ernährung auch in früheren Generationen und Würfen die Neigung zur Dauereibildung hervorruft, weil ja hierin bei drohendem Nahrungsmangel die einzige Rettung für den Fortbestand der Kolonie beruht.“ Aber bei früheren Generationen und Würfen ist die Zahl der Männchen immer sehr beschränkt. Eine Rettung der Kolonie wäre nun unter solchen Bedingungen sehr problematisch.

Die zweite hier zu berücksichtigende Arbeit ist von J. F. Meclendon[3]), die ich in einem Korrekturexemplar bekommen habe. M. be-

3) On the Effect of external conditions on the reproduction of *Daphnia*. From the Zoological Laboratory of the University of Missouri and the Histological Laboratory of Cornell University Medical College. New York City.

stätigt, dass Mangel an Nahrung und hohe Temperatur die Geschlechtsreifung beschleunigen, so dass die Tiere bei geringerer Körperlänge geschlechtsreif werden und dass diese beiden Faktoren, sowie die Konzentration von Stoffwechselprodukten das Auftreten gamogenetischer Tiere begünstigen.

V. will diese Einwirkung der äußeren Faktoren folgenderweise erklären: Der substantielle Unterschied zwischen Körper- und Keimzellen besteht darin, dass die Keimzellen nach ihrer Differenzierung eine fortschreitende Verlangsamung ihrer Teilungsfähigkeit bekunden, die endlich zu einem Ruhezustand führt. Erst nach der Wirkung eines besonderen Reizes, nämlich nach der Befruchtung wird diese Teilungsfähigkeit wieder hergestellt. Aus dem Studium der künstlichen Befruchtung ist es nun wahrscheinlich geworden, dass diejenigen Reizmittel, welche die Entwickelung des Eies bewirken können, die Durchdringlichkeit seiner plasmatischen Membran erhöhen. Man kann also behaupten, dass der Unterschied zwischen Körper- und Keimzellen vor allem darin besteht, dass die plasmatischen Membranen der Keimzellen weniger durchdringlich sind, so dass die Lebensfunktionen dieser Zellen, die auf Reaktionen zwischen dem Zelleninhalt und dem äußeren Milieu beruhen, verlangsamt werden. Unter solchen Bedingungen sollen die Keimzellen weniger empfindlich gegen äußere Reize sein. Während die Körperzellen von einem stärkeren Reiz überreizt und damit erschöpft werden können, können die Keimzellen ganz unbeeinflusst bleiben und sogar eine Immunität gegen diesen Reiz erwerben, so dass später stärkere Reize zur Beförderung ihrer Lebensfunktionen erforderlich wären.

Bei den Daphniden ist nun die Sache so zu verstehen: Extreme Kulturbedingungen, wie hohe Temperatur, Störungen der Ernährung, Konzentration von Exkretstoffen, wirken zugunsten der Geschlechtszellen, die weniger empfindlich als die Körperzellen sind, und bringen eine Beschleunigung der Geschlechtsreife der unter solchen Bedingungen kultivierten Tiere hervor. Deshalb sind die Tiere bei der Erreichung der Geschlechtsreife in Wärme und Hunger kleiner als unter normalen Bedingungen. Was die Entwickelung der Eier betrifft, so können sie sich in doppelter Weise entwickeln. Sind die Eier mehr empfindlich gegen äußere Einwirkungen, so ist der Reiz, der bei dem Übergang der Eier vom Ovar in den Brutraum entsteht, genügend, um ihre Entwickelung hervorzurufen. Sind sie im Gegenteil mehr immun, dann ist die spezifische Reizung der Befruchtung erforderlich. Die Immunität gegen schwächere Reize kann erworben werden, so dass aus einer und derselben Keimzelle ein Subitan- oder ein Dauerei entstehen kann.

Die Arbeit M.'s ist in der Form einer vorläufigen Mitteilung erschienen, so dass man sie nicht in ihrer ganzen Ausdehnung verstehen und kritisieren kann. Dass in Wärme und Hunger die

Tiere bei der Erreichung ihrer Geschlechtsreife kleiner sind, ist auch schon von mir durch genaue Messungen bewiesen worden. Dass aber die hohe Temperatur das Auftreten der Gamogenesis begünstigt, steht im Gegensatz zu den Resultaten aller früheren Forscher. Die Beweise dafür sollten deshalb möglichst ausführlich und überzeugend sein.

Was die theoretischen Ansichten des V. betrifft, könnte man einwenden, dass die ungünstigen äußeren Faktoren soviel die Keim- wie die Körperzellen beschädigen, so dass man nicht von einer größeren Widerstandsfähigkeit der ersteren sprechen kann. Die Größe der Ovarien, die Zahl der Eier und ihre Entwickelungsfähigkeit sind bei Tieren, welche unter ungünstigen Bedingungen kultiviert worden sind, stark herabgesetzt. Die Sterilität, die Auflösung der Eier im Brutraum, ihre Abnormität, sind sehr häufig unter solchen Bedingungen. Die Nachkommen solcher Eier sind auch schwächer in ihrer Lebenskraft und zeigen öfters Degenerationsmerkmale auf. Man kann also nicht von einer relativen Begünstigung der Entwickelung der Keimzellen im Verhältnis zu den Körperzellen durch extreme Kulturbedingungen sprechen. Sowohl die ersteren wie die letzteren werden in ihrer Funktionstätigkeit gleichmäßig geschädigt. Andererseits kann man nicht durch eine solche Theorie die zahlreichen Unterscheidungsmerkmale, welche zwischen Dauer- und Subitaneiern vorhanden sind, erklären. Die Unterschiede in der Durchdringlichkeit der plasmatischen Membran der Eier sind nicht ausreichend, um alle Besonderheiten der so komplizierten Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden zu erklären. Es wäre deshalb zur Lösung aller dieser Probleme die Annahme noch anderer Erklärungsprinzipien erforderlich.

Monako, den 18. Dezember 1910.

Über die Symbiose von Xanthellen[1]) und Halecium ophiodes.

Von J. Hadži (Zagreb).

(Aus dem „Komp.-anat. Institut der k. Universität zu Zagreb".)

Mit einer Abbildung.

Seit der Zeit der Entdeckung der in tierischen Zellen lebenden einzelligen braun oder grün gefärbten Organismen (die braunen wurden für selbständige Organismen zuerst von Cienkowski im Jahre 1871 erklärt und die grünen von Entz im Jahre 1876) hat sich die Anzahl der bekannt gewordenen Tiere, welche mehr oder

1) Wir wollen der Kürze halber für die „gelben Zellen" (Huxley) und die Pseudochlorophyllkörper (Entz) die gekürzten Brandt'schen Ausdrücke Xanthellen, bezw. Chlorellen verwenden, ohne dadurch sagen zu wollen, es seien Pflanzen oder Tiere.

weniger regelmäßig von Chlorellen oder Xanthellen bewohnt werden, so sehr vermehrt, dass zu deren Aufzählung sehr viel Platz erforderlich wäre. Was die gegenseitigen Verhältnisse zwischen den intrazellulär lebenden, stets chlorophyllführenden Organismen und den sie beherbergenden Tieren anbelangt, so sind unsere genaueren Kenntnisse darüber noch ziemlich mangelhaft. In erster Linie bezieht sich dies auf die physiologische Seite dieser Verhältnisse. Es sind bloß einige meistens unvollständige Versuche in dieser Richtung unternommen worden (z. B. Brandt(4) über Aktinien und Radiolarien, Famintzin(10) über letztere, Barthélemy(1) und Geddes(12) über Planarien, Beijerinck(2) über verschiedene Chlorellen, Graff(14) und Hadži(16) über *Hydra*, Trendelenburg(31) über Aktinien u. s. f.). Wir werden jedenfalls keinen großen Fehler machen, wenn wir das Verhältnis als eine Symbiose ansprechen, wie dies ganz allgemein geschieht (z. B. O. Hertwig in seiner „Allgemeinen Biologie" und verschiedene Autoren in ihren Lehrbüchern der Zoologie).

Den experimentell-physiologischen Untersuchungen dieser weit verbreiteten Art der Symbiose stehen allerdings große Schwierigkeiten im Wege, doch sind noch zuvor viele andere Fragen zu lösen, welchen man mittels der Methoden der Morphologie leichter beikommen kann. Unter anderen sind es besonders die Fragen, ob das Zusammenvorkommen beider Symbionten ein durchaus konstantes ist und auf welche Weise diese Erscheinung, was die Gegenwart betrifft, zustande kommt. Solche Fälle obligater Symbiose sind jedenfalls sehr interessant, weil sie uns den Weg zeigen, wie aus gegenseitiger physiologischer und morphologischer Anpassung beider Symbionten neue Formen entstehen können (Synthese der Organismen, Famintzin)(11).

Wenn wir das in dieser Beziehung Geleistete überschauen, so sehen wir, dass eigentlich sehr wenig vorliegt. Unter den Protozoen fand man sehr viele Formen, in welchen regelmäßig Xanthellen (*Radiolaria*), oder Chlorellen (*Ciliata*) vorkommen. Trotzdem die Protozoen so viel untersucht werden, ist es doch für so wenige Fälle bekannt, was mit den entozoischen kleinen Organismen während der verschiedenen Fortpflanzungsarten und Zuständen der sie beherbergenden Formen geschieht, ob und wie die Kontinuität der Symbiose aufrecht erhalten wird? So lange sich die symbiontischen Protozoen einfach durch Teilung vermehren, wird der Fortbestand der Symbiose gesichert und ohne weiteres verständlich.

Vor dem Beginne der geschlechtlichen Fortpflanzung, sowie vor der Enzystierung scheint es nach den vorliegenden sehr spärlichen Angaben, dass die intrazellulären Symbionten ausgestoßen werden, oder die Form der Schwärmer annehmend das Wirtstier verlassen, oder endlich zerfallen. Bei den Radiolarien treten die

Xanthellen nicht in ihre Schwärmer (Hamann) (17). Nach Brandt (4) sind die jungen Exemplare von *Collozoum* frei von Xanthellen. Nach Moroff (25) findet man in jüngeren Thalassicollen in der Pigmentschichte Restkörper „der ausschwärmenden symbiontischen Algenzellen". Andererseits findet man schon in manchen jungen Exemplaren vereinzelte Xanthellen. Das ist alles am leichtesten so zu erklären, dass die jungen Tiere immer von neuem durch die Schwärmer der Xanthellen „infiziert" werden. Auf diese indirekte Weise wird dann die Kontinuität der Symbiose hergestellt.

Nach Entz (9) stößt *Acanthocystis aculeata* vor der Enzystierung ihre Chlorellen aus, sie kommen aber zwischen dem Plasmaleibe und der Hülle zu liegen und leben, sich vermehrend, dort weiter, sollen sogar bei der Zerreissung der Cyste mitwirken. Es werden von Entz zum Teil nach anderen Autoren Schwärmerbildungen von Chlorellen erwähnt, durch deren Vermittlung die Neuinfektion vermittelt werden soll.

Schaudinn (28) hat bei *Trichosphaerium sieboldi* beobachtet, dass die Xanthellen (nach ihm bloß Ruhestadien der Flagellatenform *Cryptomonas brandti* Schaud.) bei Beginn der Fortpflanzung ausgestoßen werden, bei hungernden Tieren bilden die Xanthellen Schwärmer und schwimmen davon.

Es ist doch zu erwarten, dass nach eingehenden Untersuchungen Fälle namhaft gemacht werden, wo auch bei Protozoen, wie wir das für die Metazoen hören werden, die Symbiose unterbrochen worden ist. Dabei dürften die Xanthellen bezw. Chlorellen in einen anderen Zustand übergehen, in welchem sie nicht leicht erkannt werden können (so etwa wie die farblosen Chloroplasten).

Im Gegensatze zu den Protozoen, unter welchen wir tatsächlich keine Form kennen, welche erwiesenerweise durchaus obligat und kontinuierlich mit den Xanthellen oder Chlorellen zusammenleben, finden wir unter den Metazoen einige, wenn auch wenige, für welche dies erwiesen wurde; für andere wieder ist es mehr oder weniger wahrscheinlich gemacht worden. Man hat auf diesen Punkt bisher zu wenig geachtet. Und gerade aus der Art und Weise, wie die Xanthellen bezw. Chlorellen von einer Generation des Symbionten auf die andere übertragen wird, kann man gut schließen auf die Stufe, bis zu welcher die gegenseitige Anpassung beider Symbionten angelangt ist.

Als erstes Beispiel ist uns durch Hamann (19) *Hydra viridis* besser bekannt geworden. Aus den entodermalen Zellen des Ovarialareales wandern die Chlorellen durch die Stützlamelle hindurch in das wachsende Ei, sie „infizieren" es. Dass wir es hier wirklich mit einer speziellen Anpassung zu tun haben, sieht man daraus, dass die auf künstliche Weise verhinderte Einwanderung der Chlo-

rellen (Hadži) (16) auf die Entwickelungsfähigkeit des *Hydra*-Eies vom großen Nachteile ist und wenn es auch zur vollständigen Entwickelung des Embryos kommt, das Tier sehr hinfällig ist. Auch wenn ausgewachsene Hydren „algenlos" gemacht werden (nach Whitney (32) durch Einwirkung von Glyzerin), so sind sie sehr kurzlebig. Meiner Ansicht nach liegt die Ursache davon erstens im Wegfall der Sauerstoffbildner und zweitens im Ansammeln von schädlichen Exkretprodukten, welche sonst von den Chlorellen als Stickstoffquelle benützt werden. Durch die Anpassung an die Chlorellen hätte die grüne *Hydra* die Fähigkeit, die Exkretionsprodukte in ausstoßbare und unschädliche Form zu überführen, eingebüßt. Von ähnlichem werden wir bei *Convoluta* hören. Die Chlorellen ihrerseits würden die besondere Anpassung dadurch kundgeben, dass sie aktiv in die Eizelle gelangen (worüber noch später die Rede sein wird) und in der Eizelle bezw. im Embryo während der ganzen Winterperiode innerhalb der Eihülle also ohne Licht (eventuell im Schlamme) in völlig ruhendem Plasma überdauern können.

Auf ähnliche direkte Weise wie bei *Hydra* werden nach J. Mangan (24) die Eier von *Millepora* durch die Xanthellen „infiziert". Es ist bemerkenswert, dass bei männlichen Medusen von *Millepora* die Xanthellen nicht im Manubrium zu finden sind, wie bei den weiblichen, wo sich die Eier entwickeln.

Sehr wahrscheinlich, wenn auch noch nicht erwiesen, ist eine solche frühzeitige „Infektion" der Eier durch die Xanthellen bei vielen anderen Cölenteraten. So ist z. B. die Scyphomeduse *Cotylorhiza* überall, wo sie beobachtet wurde und näher untersucht mit Xanthellen behaftet gefunden (Claus (7), Geddes, Hamann (18), der letztere hat sie jedoch nicht als solche erkannt). Claus hat viele Hunderte von Ephyren derselben Form untersucht und bei allen die Xanthellen beobachtet, er ist der Meinung, dass sie möglicherweise im Leben und Entwickelung der *Cotylorhiza* eine notwendige Rolle spielen. Ähnlich liegen die Verhältnisse nach Lendenfeld (23) bei der australischen Scyphomeduse *Phylorhiza punctata* (die 3 mm kleinen Ephyren sind bereits „infiziert" gefunden, ebenso der zugehörige Scyphostomapolyp). Lendenfeld fand in der Nähe des Ovariums in der Gallerte viele Xanthellen. Nach demselben Autor waren früher xanthellenlose blau gefärbte Exemplare der Scyphomeduse *Crambessa mosaica* zur Beobachtung gelangt, jetzt nur braune, deren Farbe von den Xanthellen herrührt (daher var. *symbiotica*).

Bei Anthozoen besonders in den wärmeren Seen ist die Symbiose mit den Xanthellen sehr verbreitet. Angesichts der Tatsache, dass viele Formen ganz regelmäßig mit Xanthellen zusammen gefunden werden und weiters, dass sogar bauliche Veränderungen solcher Formen konstatiert wurden (von E. M. Pratt (27) für Al-

cyonarien), welche allem Anscheine nach als Folge der Symbiose auftraten, wird es höchst wahrscheinlich, dass auch hier eine direkte Übertragung der Xanthellen von einer auf die andere Generation stattfindet. Hier will ich bemerken, dass man offenbar zu weit geht, wenn man für Fälle derartiger inniger Symbiose wahrscheinlich machen will, dass die Tiere allein von den verflüssigten Assimilationsprodukten der Xanthellen leben und sogar gut prosperieren könnten. Wenn die Assimilationsprodukte der Xanthellen im Plasma der sie beherbergenden Tieren nachgewiesen worden sind (Brandt (4), Stiasny) (30), so wird man doch nicht behaupten dürfen, dass Tiere von bloßer Kohlehydratennahrung dauernd fortkommen können; stickstoffhaltige Substanzen sind doch sowohl den Pflanzen wie den Tieren unumgänglich notwendig.

Unter den *Turbellaria*, insoweit sie „*Phytozoa*" sind, herrschen in bezug auf die Übertragung der (hier meistens) Chlorellen auf die nächste Generation andere Verhältnisse, als bei den Cölenteraten. Hier kommt eine indirekte Übertragung vor. Schon früher ist es von mehreren Seiten angegeben worden, dass die Eier und die Embryonen der zoophytischen Turbellarien frei von Chlorellen sind (J. Georgévitch (13), Sekera (29), L. v. Graff) (14a). Sekera gibt für *Vortex helluo* (*viridis* M. Sch.) an, dass die Chlorellen bei jungen Tieren durch die Geschlechtsöffnung eintreten, sobald sie sich öffnet.

Genauer haben sich mit der Frage nach der Übertragung der Chlorellen F. Keeble und W. Gamble (21 und 22) bei *Convoluta roscoffensis* beschäftigt. Nach den Untersuchungen beider Autoren gibt es in der ausgewachsenen *Convoluta roscoffensis* eigentlich zwei Arten von Chlorellen. Der eine Teil der Chlorellen ist membran- und kernlos, hat überhaupt keine bestimmte Form. Zu diesem Zustande gelangten sie höchst wahrscheinlich infolge der Anpassung an die symbiotische intrazelluläre Lebensweise. Es wird angenommen, dass sie die Fortpflanzungsfähigkeit verloren haben; es wäre ein ähnlicher Zustand wie derjenige der roten Blutkörperchen der höheren Säugetieren. Der andere Teil der Chlorellen behält ihren Kern und liefert einerseits durch Teilung die sich später teilweise rückbildenden Chlorellen erster Art, andererseits und zwar zur Zeit der Ablegung der Eikapseln erzeugt er Cysten, aus welchen flagellatenähnliche Schwärmer frei werden, welche nach einigen Veränderungen sich an die bereits abgesetzten Eikapseln der *Convoluta* festsetzen und nach dem Ausschlüpfen der jungen Planarien dieselben „infizieren".

Dass es sich in diesem Falle wirklich um eine Gesetzmäßigkeit handelt, sieht man daraus, dass *C. roscoffensis* immer grün gefunden wird, wogegen eine direkte Übertragung nicht stattfindet. Auch findet man immer an den abgelegten Eikapseln Chlorellen. Durch

freie Chlorellen gelingt auch künstlich die Infektion der jungen Convoluten, mit jenen dem Muttertiere entnommenen aber nicht. Auch die bereits erwähnten Beobachtungen von Sekera (29) stimmen damit überein.

Von besonderem Interesse scheint mir die Beobachtung Keeble-Gamble's (29) zu sein, laut welcher die jungen Convoluten, welche an der „Infektion" mit Chlorellen gehindert wurden, in ihrem Inneren Exkretkristalle zeigen und bald absterben, wohl infolge der Vergiftung mit den Exkretstoffen, welche sonst von den Chlorellen verarbeitet werden. *Convoluta* soll auch kein Exkretionssystem haben.

Während eines Aufenthaltes an der k. k. zool. Station in Triest, derem Leiter Prof. Dr. C. I. Cori ich großen Dank schulde, habe ich an aus der Bucht von Muggia stammenden Cystosciren sitzende zahlreiche Kolonien einer Hydroidform gefunden, welche durch ihren ungewöhnlichen Habitus und dunkelbraune Farbe auffielen. Es stellte sich heraus, dass es eine zu den Thekaten gehörende Form war und zwar das von F. W. Pieper (26) gefundene und beschriebene *Halecium ophiodes*. Die Form ist, soweit bis jetzt bekannt, auf die östliche Küste des Adriatischen Meeres beschränkt und dürfte nicht selten sein. Pieper untersuchte das ihm aus Rovigno, Pirano und der dalmatinischen Küste zugesandte Material. Ich selbst fand es bei Triest und in der Sammlung des zool. Museums zu Zagreb befindet sich *Halecium ophiodes* von mehreren Punkten des Kroatischen Litorale.

Die völlig ausgewachsenen aber stets kleinwüchsigen Stöckchen von *Halecium ophiodes* haben häufig das Aussehen eines Bäumchens mit buschiger Krone (Pieper), was eine Wachstumseigentümlichkeit dieser Form darstellt. Die Verzweigungsart bietet viel Interessantes, deren Schilderung für eine andere Gelegenheit vorbehalten werden muss. Die Hydrothek ist außerordentlich kurz (0,06—0,08 mm), wogegen der schön geformte Hydranth unten an der Basis und oben unterhalb des zahlreiche Tentakel (bis 28, die Zahl scheint nicht ganz konstant zu sein) enthaltenden Tentakelkranzes leicht eingeschnürt erscheint und die Größe von 1,5 mm erreichen kann. Die Tentakeln sind dichtbesetzt mit Nesselkapseln, welche in zwei Formen vorkommen. In lebendem Zustande und ungestört werden die Tentakeln in zwei Kreisen ausgestreckt, obwohl sie am Hydranthen alle in einem Kreise inserieren. Der untere Kreis der Tentakel biegt sich nach unten, der obere ist gerade nach oben ausgestreckt.

Was uns hier vor allem interessiert, ist die braune Farbe der Stöckchen von *Halecium ophiodes*. Bei allen bis jetzt gefundenen Stöckchen ohne Rücksicht auf den Fundort ist die braune Farbe als vorhanden festgestellt worden, so dass wir gewiss nicht fehlgehen, wenn wir diese Farbe als Artcharakter hinstellen. Auch ihrem

ersten Beschreiber fiel sie auf, ohne dass er nach der Ursache derselben geforscht hätte.

Wie ein flüchtiger Blick durch das Mikroskop auf das Tier zeigt, handelt es sich hier um die altbekannten „gelben Zellen", um die Xanthellen. Wie bei anderen Cölenteraten halten sich auch hier beim *Halecium* die Xanthellen nur in den Entodermzellen auf, daher sieht man im optischen Durchschnitt so deutlich die Grenze zwischen dem farblosen Ektoderm und dem gelb bis braun aussehenden Entoderm. Mit Ausnahme des entodermalen peristomalen Überzuges, welcher wie bei anderen Hydroiden aus Schleimdrüsenzellen besteht, finden wir überall in den Nährepithelzellen des Entoderms in nicht zu großer Zahl die Xanthellen, und zwar in den Tentakeln, welche solid sind und von einer Reihe entodermaler Zellen erfüllt sind, gewöhnlich je eine Xanthelle in jeder Zelle, obwohl mehrere Platz fänden, dann in den die Gastralhöhle auskleidenden Nährepithelzellen und endlich im gesamten Coenosarkentoderm (Stämmchen, Wurzelröhren).

Die Xanthellen kommen bei *Halecium ophiodes* nur in einer den einzelligen Algen ähnlichen Form vor und haben eine Größe (sc. in konserviertem Zustande) von 4—8 μ, jene von O. und R. Hertwig (20) in verschiedenen Aktinien gefundenen dagegen 7—10 μ, jene von *Trichosphaerium* nach Schaudinn (28) 6—15 μ u. s. f. Der plasmatische Körper ist von einer Membran umgeben, welche sich auf Jodzusatz gelbbraun färbt und in starker Schwefelsäure rasch auflöst. Fürs gewöhnliche ist die Membran glatt konstruiert, ab und zu findet man kleine ausgezogene pseudopodienartige Zipfel an der Oberfläche. Ein so weit gehender Metabolismus der Form, wie etwa für die Chlorellen von *Convoluta* (v. Graff) (14a) oder die Xanthellen von Echnodermen (Brandt) (4) beschrieben wurde, besteht hier nicht.

Der gelbe Farbstoff ist nicht an einen bestimmt geformten Chromatophor gebunden (Xanthellen von *Trichosphaerium*), sondern befindet sich in der ganzen oberflächlichen Schichte des plasmatischen Zelleibes. Gewöhnlich ein wenig exzentrisch liegt der verhältnismäßig große (bis 2 μ) Zellkern. Er zeigt eine körnelige Zusammensetzung (Chromatinkörnchen) und ist fürs Gewöhnliche rundlich und glatt konturiert, zeigt jedoch nicht selten kleine in das ihn umgebende Plasma ragende Fortsätze, wie sie Stiasny (30) an den Kernen der gelben Zellen der Sphärozoen beobachtete.

Neben dem Zellkern findet man in der Einzahl ein an Größe dem Kern kaum nachstehendes Korn, welches aus einem konsistenteren matteren zentralen Teil und einem dieses umhüllenden glänzenden Teile sich aufbaut. Mit Jod behandelt färbt sich die glänzende Hülle violett. Offenbar haben wir es hier mit demselben Gebilde zu tun, welches von Brandt (4) als hohles Stärkekorn bezeichnet und manchmal in größerer Zahl in einer Xanthelle gefunden wurde

(je nach der Art des Wirtstieres). Auch Stiasny beschrieb ganz neuerdings ähnliche (kristalloide, um die Nukleolen entstandene) auch in größerer Zahl vorhandene Gebilde in den Xanthellen von Sphärozoen. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die glänzende Hülle, welche sich, wie es auch Brandt und Stiasny angeben, mit Jod violett färbt, ein Assimilat, entweder Stärke selbst oder eine ihr nahe stehende Verbindung der Xanthellen darstellt. Was den zentralen Teil des Gebildes anbelangt, so ist es jedenfalls keine Vakuole, wie es Brandt meinte, auch konnte ich seine Entstehung vom Kern aus, wie dies Stiasny (Chromatinballen, Nukleolen) wahrscheinlich machen will, nicht beobachten. Meiner Meinung nach handelt es sich um Pyrenoide, welche in ähnlicher Form bei verschiedenen Flagellaten entweder in der Einzahl (*Polyblepharides* unter den Volvocinen), oder mehrere zugleich (*Chlamydomonas*) vorkommen. Außerdem findet man im Plasma der Xanthellen noch kleine Körnchen und manchmal Vakuolen.

Die Vermehrung der Xanthellen von *Halecium ophiodes* geschieht, soweit wir beobachten konnten, bloß durch Zweiteilung. Die Teilung ist keine einfach direkte, sondern steht zwischen der mitotischen und amitotischen, indem die chromatische Substanz nicht massiv bleibt, sondern in kleine Körnchen (den Chromosomen entsprechend) zerfällt; die achromatische Substanz bildet zwischen den sich teilenden Chromatinkörnchen eine Art Spindel. Ganz ähnliche Verhältnisse fand Schaudinn (28) bei der Teilung der Xanthellen von *Trichosphaerium*. Irgendwelche andere Zustandsveränderungen wurden an den Xanthellen (außer dem Zerfall) nicht beobachtet, obwohl ich die sich rückbildenden Hydranthen von *Halecium* darauf untersucht habe.

Da die Knospen von *Halecium* auf typische Weise von beiden Körperschichten ihren Ursprung nehmen, so finden die Xanthellen leicht den Zugang zu denselben. Sie vermehren sich durch Teilung gleich den knospenbildenden Zellen des Wirtstieres. Den Anstoß dazu gibt höchst wahrscheinlich der am Knospungspunkt herrschende regere Stoffwechsel. Indessen ist es nicht anzunehmen, dass die Xanthellen dabei ganz passiv wären, d. h. dass sie sich bloß durch die Teilung der zugehörigen Wirtstierzellen verbreiten würden. An der Wachstumsspitze halten die Xanthellen nicht den gleichen Schritt mit den Zellen und so kommt es, dass sie anfangs nicht in allen Zellen vorhanden sind, später aber überall zu finden sind. Soweit geht aber die Vermehrung der Xanthellen nicht, dass die Zellen zu voll damit wären und sie sich gegenseitig verdrängen würden, um auf diese passive Weise an Terrain zu gewinnen. Für die Aktivität der Xanthellen spricht weiter der Umstand, dass sie sich nicht selten durch die Stützlamelle hindurch in das Ektoderm verirren, wo sie offenbar nicht fortkommen können und bald dem

Zerfalle anheimfallen. Auch die Vorgänge während der Bildung der Geschlechtsprodukte von *Halecium* sprechen für die Aktivität der Xanthellen.

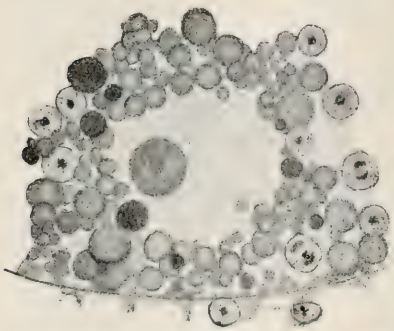
Alle auf vegetativem Wege entstehenden Teile (Stolonen, Sprosse, Hydranthen und Gonanthen) der *Halecium*-Kolonien werden direkt von den Xanthellen besiedelt. Ähnlich wie bei *Hydra* und *Millepora* sichern sich die Xanthellen den Fortbestand der Symbiose für die nächste auf geschlechtlichem Wege entstehende Generation — sie wandern nämlich in die junge Eizelle ein. Hier sind die Verhältnisse jedoch etwas komplizierter wie bei *Hydra*, da bei *Halecium* die Eizellen nicht wie bei *Hydra* direkt am Hydranthen (bezw. einem dem Hydr. entsprechenden Teile) vorkommen, sondern in besonderen Geschlechtsindividuen den Gonophoren. Die Gonophore von *Halecium ophiodes* sind ihrer Entstehung und ihrem inneren Baue nach noch nicht bekannt gewesen, daher ergibt sich die Notwendigkeit, sie, soweit es die zu behandelnde Frage erheischt, hier kurz anzugeben.

Die junge Knospe eines Geschlechtsindividuums von *Halecium ophiodes* unterscheidet sich in ihrem inneren Baue kaum von einer solchen des Hydranthen. Das Entoderm der Knospe enthält von allem Anfange an Xanthellen. Die Knospe entspricht einem durchaus polypoiden von einer Gonotheka umschlossenen Blastostil. Unterhalb der breiten Deckplatte sehen wir, dass an einer Seite das Ektoderm durch die sich vermehrenden Keimzellen verdickt wird. Die Entwickelung der Gonanthen geht für beide Geschlechter in ähnlicher Weise vor sich. Das subepithelial liegende Keimlager trennt sich mit einem Teile der indifferenten Zellen immer mehr vom äußeren Ektoderm, eine Zwischenschichte bildend. In dieser Zwischenschichte (Stroma nach Weismann, Innen-Parektoderm Goette's), welche sowohl gegen das „Außenektoderm" als auch gegen das Entoderm ganz distinkt durch Zwischenlamelle abgegrenzt erscheint, eingebettet wachsen und entwickeln sich die Keimzellen zu Eiern bezw. zu Spermatozoen, das übrige Gewebe und die Gastralhöhle verdrängend.

Die Xanthellen befinden sich ursprünglich bloß im Entoderm des Gonanthen, die jungen Keimzellen und anfänglich auch die vom Ektoderm stammende Zwischenschichte sind frei davon. Sehr bald jedoch dringen die Xanthellen in die Zwischenschichte ein und zwar ohne Unterschied in das Ovarium sowie in das Spermarium. Die Eizellen wachsen indem sie sehr viel Dotter in ihrem Sarc ablagern. Während des Wachstums dringen nun die Xanthellen auch in die Eizellen ein und man findet sie in der Eizelle besonders um den Kern herum in lebhafter Teilung begriffen (s. die Abbildung) so, dass in reifem Eie sehr zahlreiche Xanthellen zu finden sind. Die Entwickelung der auf diese Weise mit Xanthellen „infizierten"

Eier zu jungen Halecien konnte ich nicht beobachten, in Anbetracht der Tatsache aber, dass *Halecium ophiodes* stets mit Xanthellen behaftet gefunden wird, unterliegt es kaum einem Zweifel, dass die aus „infizierten" Eiern hervorgehenden Individuen Xanthellen von allem Anfang an enthalten. Das an *Hydra viridis* Beobachtete spricht unzweifelhaft dafür.

Wie in die Hydranthenknospe, so gelangen offenbar die Xanthellen auch in die Gonanthenknospe und dann weiter in die Zwischenschichte und endlich in die Eizellen, einfach dem Strome des Nahrungszuflusses folgend und die Gelegenheit zur Verbreitung ausnützend.



Teil eines Schnittes durch das Ei von *Halecium ophiodes* Pieper. Man sieht den Zellkern mit einem Nukleolus und um den Zellkern zahlreiche Dotterkörner und unter diesen Xanthellen zum Teil in Teilung begriffen. Mikroskop Zeiß, Ok. 3, Obj. F. Mit Zeichenapp. Abbés entworfen, Präp. mit Hämatoxylin gefärbt.

Dass es dem wirklich so ist, sieht man daraus, dass die Xanthellen nicht nur in der Ovarialanlage, sondern auch in das Spermarium einwandern. Aus dem Füllgewebe des Spermariums, welches sich in der Zwischenschichte entwickelt und die männlichen Keimzellen umgibt, verschwinden später die Xanthellen, weil sich die Zellen desselben umbilden und plasmaarm werden, so dass sie in ihnen keine Unterkunft mehr finden; sie bleiben bloß in den Zellen des epitheliumartigen Wandbelages der Zwischenschichte länger erhalten. Es liegen die Verhältnisse ganz ähnlich jenen von *Hydra viridis*, wo ich glaube gezeigt zu haben, dass die Einwanderung doch seitens der Xanthellen aktiv bewerkstelligt wird (hier und dort werden Grenzlamellen durchbrochen), denn die Dunkelheit lähmte ihre Aktivität und die Einwanderung blieb aus, obwohl die Nahrungsstoffzufuhr zweifellos auch im Dunkeln vor sich geht, wie es das normale Wachstum der Eier zeigt.

Es bliebe noch eine unser Symbioseproblem betreffende Frage, welche man mit den Methoden der Morphologie ihrer Lösung wenigstens näher bringen könnte. Wenn wir es in dem Zusammenleben der einzelligen algenähnlichen Organismen mit den Tieren mit einer wirklichen, dauernden, (phylogenetisch) älteren Symbiose zu tun haben, so ist es zu erwarten, dass wir an beiden Symbionten morphologisch konstatierbare Zeichen als Folgen ihrer gegenseitigen Anpassung finden würden. Wir haben bereits früher einige Beispiele (*Convoluta roscoffensis* und ihre Chlorellen, *Hydra viridis*, einige Alcyonaceen und wahrscheinlich die an der Ex-Umbrella

festgesetzten Scyphomedusen, z. B. eine tropische *Cassiopea* nach Gamble-Keeble) solcher sichtbaren Anpassungen angegeben.

Was *Halecium ophiodes* als Symbionten anbelangt, so findet man an ihm keine sofort in die Augen springenden Umformungen der morphologischen Charaktere, welche man leicht als Folge seiner symbiontischen Beziehung zu den Xanthellen erkennen würde. Einige weniger auffallende Besonderheiten könnte man doch hier anführen als mit der Symbiose im Zusammenhange stehend, so z. B. die verhältnismäßige Größe der Hydranten und außerordentliche Reduktion der Hydrothek (Vergrößerung der bloßliegenden Oberfläche), die Langsamkeit der Reaktion (die Tiere sind träge und fast immer ausgestreckt). In den Nährepithelzellen des Entoderms findet man sehr spärliche Exkretkörnchen im Vergleiche zu anderen xanthellenlosen Hydroiden.

Wie man an den sehr häufig anzutreffenden eingeschachtelten Hydrotheken erkennen kann, kommt es im Freien bei *Halecium ophiodes* zu wiederholten Rückbildungen der Hydranthen, was auch an den im Aquarium gehaltenen Tieren beobachtet wurde. Das zeigt uns, dass *Halecium* trotz seiner Verbindung mit den Xanthellen gegen ungünstige Lebensbedingungen empfindlich ist. Die „Phytozoen" haben sogar nachgewiesenerweise einen größeren Sauerstoffbedarf als andere Tiere. Während der Rückbildung der Hydranthen von *Halecium* werden die Xanthellen nicht ausgeworfen; der Mund schließt sich bald nach dem Beginne der Rückbildung und der Polyp schrumpft zusammen, indem die Zellen zerfallen und in das Lumen des Stämmchens gelangen, wo sie zusammen mit den dadurch frei gewordenen Xanthellen von dem dort herrschenden Strome mitgerissen und an irgendeiner anderen Stelle von den Entodermzellen wieder aufgenommen werden.

Die Frage nach dem Wesen der Xanthellen von *Halecium* können wir nicht beantworten, da wir sie bloß in diesem einen algenähnlichen Zustand kennen und da besitzen sie Charaktere, die sowohl den einzelligen Algen als gewissen Zuständen der Flagellaten zukommen. In unserem Falle kommt vielleicht dieser eine Zustand allein vor, weil durch die Möglichkeit der direkten Übertragung eine Zustandsänderung entbehrlich wurde (Ausfall des Flagellatenstadiums). Bei den Xanthellen des *Trichosphaerium* hat Schaudinn die Bildung der Schwärmer beobachtet, er hält die Xanthellen für ein Ruhestadium der Flagellate *Cryptomonas brandti* Schaud.

Literatur.

1. A. Barthélemy: Sur la physiologie d'une Planaire verte (*Convoluta schultzi*). Comt. rend. d. acad. d. sc. Paris 1884.
2. M. W. Beijerinck: Kulturversuche mit Zoochlorellen . . . Bot. Zeit. 1890.
3. K. Brandt: Über die morph. u. phys. Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. Arch. f. Anat. u. Phys. 1882.

4. K. Brandt: Über d. morph. u. ... 2. Art. Mitt. d. zool. Stat. Neapel, IV, 1883.
5. — Über Symbiose von Algen und Tieren. Arch. f. Anat. u. Phys. 1883.
6. L. Cienkowski: Über Schwärmerbildung bei Radiolarien. Arch. f. mikr. Anat. 1871.
7. C. Claus: Die Ephyren von *Cotylorhiza* und *Rhizostoma* ... Arb. d. zool. Inst. Wien, V, 1884.
8. G. Entz: Az alsodi rendii állatoknál elöforduló levélzöldtestecskék természétéröl. Kolozsvari orvos-természet-tudományi értesitö. 1876.
9. — Konsortialverhältnis von Algen und Tieren. Biol. Centralbl. Bd. II, 1882—1883.
10. A. Famintzin: Beitrag zur Symbiose von Algen und Tieren. Mem. d'Acad. d. St. Petersbourgh, T. 36.
11. — Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. Biol. Centralbl. Bd. XXVII, 1907.
12. P. Geddes: Sur la Chlorophylle animale et sur la Physiologie des Planairs vertes. Arch. de Zool. exp. et gén. VIII, 1879—1880.
13. J. Georgévitch: Sur le développement de la *Convoluta roscoffensis* Graff. Compt. rend. acad. Paris, 1889.
14. L. v. Graff: Zur Kenntnis der physiologischen Funktion des Chlorophylls im Tierreiche. Zool. Anzeiger, 1884.
14a. — Die Organisation der *Turbellaria acoela*. Mit einem Anhange: Über den Bau und die Bedeutung der Chlorophyllzellen von *Convoluta rescoffensis* von G. Haberlandt. Leipzig 1891.
15. — Die *Turbellaria* als Parasiten und Wirte. Festschrift. Graz 1903.
16. J. Hadzi: Vorversuche zur Biologie von *Hydra*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 22, 1906.
17. O. Hamann: Untersuchungen an Radiolarien. Monatsber. d. Akad. Berlin, 1881.
18. — Die Mundarme der Rhizostomeen. Jen. Zeit. f Naturwiss. Bd. XV, 1881.
19. — Zur Entstehung und Entwickelung der grünen Zellen bei *Hydra*. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 37, 1882.
20. O. und R. Hertwig: Die Actinien. Jena 1879.
21. F. Keeble and F. Gamble: On the Isolation of the infecting Organism („Zoochlorella") of *Convoluta roscoffensis*. Proc. of royl. Soc. London, Vol. 77, 1905.
22. — and F. Gamble: The Origin and Nature of the green cells of *Convoluta roscoffensis*. Quart. Jour. of micr. Sc. Vol. 51, 1907.
23. R. von Lendenfeld: Über Cölenteraten der Südsee. VII. Mitt. Über die australischen rhizostomen Medusen. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 47, 1888.
24. J. Mangan: The Entry of Zooxanthellae into the Ovum of *Millepora* ... Q. J. of Microsc. Sc. Ser. 53, 1909.
25. Th. Moroff: Bemerkungen über vegetative und reproduktive Erscheinungen bei *Thalassicola*. Biol. Centralbl. Bd. XXX, 1910.
26. F. W. Pieper: Ergänzungen zu Heller's Zoophyten etc. des adriatischen Meeres. Zool. Anz. Bd. VII, 1884.
27. E. M. Pratt: The digestive Organs of the *Alcyonaria* and their Relation to the mesogloeal Cell-plexus. Q. J. Micr. Sc. Vol. 49, 1906.
28. F. Schaudinn: Untersuchungen über den Generationswechsel von *Trichosphaerium sieboldti* Schu. Anhang zu d. Abh. d. Akad. Berlin 1900.
29. D. E. Sekera: Einige Beiträge zur Lebensweise von *Vortex helluo* (*viridis* M. Sch.). Zool. Anz. Bd. XXVI, 1903.
30. G. Stiasny: Zur Kenntnis der gelben Zellen der Sphärozoen. Biol. Centralbl. Bd. XXX, 1910.
31. W. Trendelenburg: Versuche über den Gaswechsel bei Symbiose zwischen Alge und Tier. Arch. f. Anat. u. Physiol. Abt. f. Phys. 1908.
32. D. D. Withney: Artificial removal of the green Bodies of *Hydra vir*. Biol. Bull. Woods Hole. XIII. 1907.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. 15. Februar 1911. № 4.

Inhalt: **De Vries**, Über doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis* L. und *O. muricata* L. — **Artom**, La sistematica del genere *Artemia* in relazione col numero dei cromosomi delle cellule sessuali e in relazione col numero e colla grandezza delle cellule somatiche. — **Hadži**, Bemerkungen über die Knospenbildung von *Hydra*. — **Jordan**, Die Wirkungsweise der Mundwerkzeuge bei Seidenraupen. — **Seĕerov**, Zur Kritik der Entelechielehre von H. Driesch. — **Krausse**, *Euborellia moesta* Gené, ein Dermapteron, als Räuber von Ameisenlarven auf Sardinien.

Über doppeltreziproke Bastarde von Oenothera biennis L. und O. muricata L.

Von **Hugo de Vries.**

Unter den Oenotheren kommt es bekanntlich mehrfach vor, dass die reziproken Bastarde zwischen zwei Arten (also A × B und B × A) einander ungleich sind[1]). Um der Ursache dieser Erscheinung näher kommen zu können, habe ich diese beiden Bastarde nochmals miteinander gekreuzt. Die so erhaltenen Mischlinge entsprechen somit den Formeln AB × BA und BA × AB. Ich nenne sie doppeltreziproke Bastarde.

Für diese Versuche habe ich namentlich *Oenothera biennis* und *O. muricata* benützt und zwar die in Europa jetzt weitverbreiteten Unterarten, welche in Holland namentlich in den Dünen entlang der Küste wachsen. Beide Formen habe ich mit den typischen Exemplaren des Linné'schen Herbars in London verglichen und mich von ihrer Identität überzeugt. Ich werde sie deshalb *O. biennis* L. und *O. muricata* L. nennen. Die erstere wuchs bereits in unseren Dünen zur Zeit als Linné in Holland lebte; die andere wurde aber erst später eingeführt.

1) Die Mutationstheorie, Bd. 2, S. 471.

O. biennis × *O. muricata* und *O. muricata* × *O. biennis* habe ich beide in vier aufeinanderfolgenden Generationen kultiviert. Sie sind voneinander und von ihren Eltern, sowohl in der Tracht als in den einzelnen Merkmalen, auffallend verschieden und beide stark patroklin, d. h. vorherrschende Ausprägung der vom Vater geerbten Eigenschaften zeigend. Sie sind völlig konstant und einförmig, ohne Spur von Spaltung. *O. biennis* × *O. muricata* hat wie der Vater lange und schmale Blätter, stark nutierende Sprossgipfel und kleine Blumen. Ihr fehlt aber die bläulichgrüne Farbe des Laubes und in allen Merkmalen weicht sie ein wenig in der Richtung des anderen Elters ab. Ihre Stengel sind weich und nur schwach verholzt und werden häufig stellenweise, namentlich im unteren Teil der Blütenrispe, von Fäulnis ergriffen. Ihr Samenertrag ist etwa auf die Hälfte herabgesetzt. Diese Merkmale erhielten sich durch vier Generationen unverändert und traten bei wiederholten Kreuzungen in derselben Weise auf.

O. muricata × *O. biennis* hat breite Blätter und in der Jugend dichte Rosetten, gerade Sprossgipfel, normal verholzte und der Fäulnis nicht anheimfallende Stengel und nahezu ebenso große Blumen wie der Vater. Diese stehen aber in einer dichten Rispe und öffnen sich jeden Abend in größerer Zahl, dadurch die Beteiligung der Mutter verratend. Auch hier ist der Samenertrag stark herabgesetzt und auch hier ändern sich die Merkmale im Lauf der Generationen nicht.

Im Sommer 1908 habe ich nun diese beiden reziproken Bastarde miteinander gekreuzt. Es sind dabei offenbar zwei Verbindungen möglich:

O. (*biennis* × *muricata*) × (*muricata* × *biennis*). Ich erzog 25 blühende Exemplare der ersten Generation und aus ihren Samen 28 der zweiten. Daneben eine größere Anzahl von Pflanzen, welche nur bis zum Anfang der Stengelbildung beobachtet, dann aber behufs Raumersparnis entfernt wurden. Alle diese Pflanzen entsprachen dem Typus der *O. biennis*, ohne irgendwelchen Einfluss der *O. muricata* zu verraten. Ich habe sie in beiden Jahren (1909 und 1910) vom Anfang der Keimung bis zur Samenreife genau mit ihren hybriden Eltern und artreinen Großeltern verglichen, fand aber keinen einzigen Punkt, in welchem sie sich von der *O. biennis* unterscheiden. Die Merkmale der *O. muricata* waren somit im doppeltreziproken Bastard völlig ausgeschaltet.

O. (*muricata* × *biennis*) × (*biennis* × *muricata*). Im Sommer 1909 blühten in der ersten Generation 53 Exemplare und im nächsten Jahr 30 in der zweiten. Neben diesen studierte ich noch eine größere Anzahl von Pflanzen bis in den Juli. Beide Generationen waren einförmig und unter sich gleich, und stimmten in jeder Hinsicht mit der reinen *O. muricata* überein. Es waren hier somit die Merkmale der *O. biennis* ausgeschaltet.

Wenn wir jetzt diese beiden Ergebnisse miteinander vergleichen wollen, so ist es bequem, die verschiedenen Stellen in der Formel mit Namen zu belegen. Ich nenne deshalb in BM × MB die beiden äußeren, von B eingenommenen Stellen die peripheren, die beiden inneren, mit M bezeichneten, aber die zentralen. Für die doppeltreziproken Bastarde gibt es dann je einen zentralen Großelter (M in BM × MB und B in MB × BM) und einen peripheren. Wir können nun das Ergebnis so ausdrücken, dass wir sagen, dass die doppeltreziproken Bastarde zum Typus des peripheren Großelters zurückkehren und die Merkmale des zentralen völlig verlieren.

Betrachten wir zunächst die Vererbung der Eigenschaften des peripheren Großelters und wählen wir dazu das erste Beispiel. Es diente die Eizelle einer *O. biennis* um zu *O. biennis* × *muricata* zu gelangen, und eine Eizelle dieses Bastardes, um den doppeltreziproken zu erreichen. Ebenso diente ein Pollenkorn von *O. biennis* für die Herstellung von *O. muricata* × *biennis*, und ein Pollenkorn dieser Verbindung für die Darstellung des reziproken Bastards. M. a. W. die betreffenden Eigenschaften wurden einerseits stets in den Eizellen übermittelt, andererseits aber stets in den Spermakernen. Die zentrale Art verhält sich aber anders. Hier geht die Vermittlung bei der zweiten (doppeltreziproken) Kreuzung durch das andere Geschlecht als bei der ersten (reziproken), wie man den Formeln leicht entnehmen kann.

Aus diesen Versuchen lässt sich folgern, dass in den Eizellen und den Pollenkörnern nicht dieselben Eigenschaften vererbt werden und dass diejenigen, welche in Pollen vorhanden sind, nicht von den Eizellen übermittelt werden können, während ebensowenig die in den Samenknospen befindlichen vom Pollen übertragen werden können.

Oder in anderen Worten: Die Merkmale des Großvaters können nicht durch die Mutter und diejenigen der Großmutter, nicht durch den Vater auf die Großkinder übertragen werden. Jedes Geschlecht hat in *O. biennis* und in *O. muricata* somit besondere Eigenschaften, welche nur in seinen eigenen Sexualzellen, nicht aber in denen des anderen Geschlechtes vererbt werden. Diesen Unterschied zwischen den männlichen und den weiblichen Erbschaften nenne ich die Heterogamie der betreffenden Arten.

Wir können dieses noch anders sagen: *O. biennis* ♀ hat andere spezifische Merkmale als *O. biennis* ♂, und dasselbe gilt für *O. muricata*. *O. biennis* ♀ × *O. muricata* ♂ ist also ein Bastard zwischen zwei anderen Arttypen als *O. muricata* ♀ × *O. biennis* ♂, und dieses erklärt uns, weshalb diese beiden reziproken Bastarde einander ungleich sein müssen.

Zu demselben Ergebnis führen Kreuzungen von *O. biennis* mit anderen Arten. Nimmt die *O. biennis* in den doppeltreziproken

Kreuzungen die zentrale Stelle ein, so wird sie aus dem Bilde ausgeschaltet und es kehrt der Bastard zum Typus des anderen Großelters zurück, z. B.:

Doppeltreziproke Kreuzungen		Typus
O. (biennis Chicago × *biennis)*	× *(biennis* × *biennis* Chicago)	*biennis* Chicago
O. (cruciata × *biennis)*	× *(biennis* × *cruciata)*	*cruciata*
O. (strigosa × *biennis)*	× *(biennis* × *strigosa)*	*strigosa*
O. (Hookeri × *biennis)*	× *(biennis* × *Hookeri)*	*Hookeri*
O. (Lamarckiana × *biennis)*	× *(biennis* × *Lamarck.) laeta*	*Lamarckiana*
O. (Lamarckiana × *biennis)*	× *(biennis* × *Lamarck.) velutina*	*Lamarckiana*

Die entsprechenden Kreuzungen mit *O. muricata* konnte ich leider bis jetzt nicht ausführen, hauptsächlich wegen der Schwäche der Bastarde, welche *O. muricata* zum Vater haben.

Diese Versuche lassen sich in zweifacher Weise abändern. Erstens kann man die doppeltreziproke Kreuzung auf die Hälfte reduzieren, indem man den reziproken Bastard mit einem der reinen Eltern verbindet. Man arbeitet dann nach der Formel MB × M oder BM × B. In beiden Fällen muss der zentrale Großelter offenbar wiederum ausgeschaltet werden, und der Bastard, den ich jetzt einen sesquireziproken nenne, den Typus des anderen Großelters rein annehmen. So verhielten sich in meinen Versuchen *O. (muricata* × *biennis)* × *muricata, O. biennis* × *(muricata* × *biennis), O. (Lamarckiana* × *biennis)* × *Lamarckiana, O. Lamarckiana* × *(muricata* × *Lamarckiana)* (diese sowohl für *laeta* als für *velutina*) und mehrere andere darauf untersuchte Verbindungen.

Eine weitere Abänderung bilden die iterativen Bastarde. Sie entstehen, wenn man einen Bastard derart mit einem seiner Eltern verbindet, dass die peripheren Stellen in der Formel nicht von einer, sondern von den beiden elterlichen Arten eingenommen werden. Sie folgen den Formeln MB × B, B × BM u. s. w. und führen auch zu ferneren Wiederholungen, wie M × M × MB und B × B × BM u. s. w. Wird der zentrale Großelter ausgeschaltet, so bleibt für die Nachkommen die Formel MB × B = MB; B × BM = BM u. s. w. Mit a. W. der iterative Bastard ist seinem hybriden Elter gleich und der artreine Elter hat auf ihn nur insoweit Einfluss, als er den zentralen Großelter ersetzt. Auch von diesen Kreuzungen habe ich eine ziemlich vollständige Auswahl ausgeführt. Ich nenne hier aber nur *O. muricata* × *muricata* × *(muricata* × *biennis)*, welcher von *O. muricata* × *biennis* nicht zu unterscheiden war, sowie *O. biennis* × *biennis* × *(biennis* × *muricata)*, welcher den Typus *O. biennis* × *muricata* führte.

Die sesquireziproken und die iterativen Bastarde bestätigen somit die aus den doppeltreziproken abgeleiteten Folgerungen.

Die Regel der Heterogamie braucht offenbar nicht für alle Merkmale der betreffenden Arten zu gelten. Für *O. biennis* und

O. muricata scheinen aber nur die Größe und die Form der Blumenblätter eine Ausnahme zu machen.

Versuchen wir jetzt, uns eine Vorstellung über den inneren Vorgang der Erscheinungen der Vererbung bei heterogamen Arten zu machen und beschränken wir uns dabei vorläufig auf die Oenotheren aus der Verwandtschaft der *O. biennis*. Diese bieten dazu in ihren Samenknospen und Pollenkörnern vielleicht einen wesentlichen Vorteil. Denn beide sind etwa zur Hälfte untauglich für die Befruchtung[2]). Die Samenknospen sind in jeder Kapsel zum Teil für die Befruchtung eingerichtet, zum anderen Teil aber rudimentär. Die letzteren gestatten den Pollenschläuchen den Eintritt nicht, sondern sterben allmählich ab, während die anderen sich zu Samen entwickeln. In der reifen Frucht bilden sie einen feinen, blassbräunlichen Staub zwischen den Samen. In den Antherenfächern der Staubfäden findet man stets zahlreiche Pollenkörner mit verschrumpftem oder unvollständig ausgebildetem Inhalt zwischen den normalen Körnern zerstreut liegend und zwar in anscheinend ungefähr gleicher Anzahl. Darf man annehmen, dass von jeder Tetrade zwei Körner lebensfähig bleiben und zwei zugrunde gehen, so erhält man einen geeigneten Ausgangspunkt für eine Erklärung der Heterogamie.

Betrachten wir dazu eine *biennis*-Pflanze. Sie führt in den beiden Hälften ihrer Zellkerne zum Teil verschiedene Potenzen. In der vom Vater geerbten Hälfte liegen die im Pollen vererbbaren Eigenschaften, während in der anderen Hälfte die ihr in der Eizelle übermittelten Erbschaften schlummern. Nehmen wir nun an, dass bei der Bildung der Sexualzellen diese beiden Potenzen (oder Gruppen von Erbschaften) sich ohne vorherige Vermischung voneinander trennen. Denn dass eine solche Vermischung nicht stattfindet, leuchtet aus unseren Versuchen ohne weiteres ein, namentlich wenn man dabei das Verhalten gewöhnlicher homogamer Arten, wie z. B. *O. Lamarckiana* in Vergleich zieht. Es entstehen dann zur Hälfte Pollenkörner mit den väterlichen Potenzen, und zur anderen Hälfte solche mit den mütterlichen latenten Merkmalen. Dasselbe darf für die Samenknospen angenommen werden, obgleich es hier offenbar weiterer Hilfshypothesen bedarf. Wir können nun ferner annehmen, dass die Pollenkörner, welche mütterliche Potenzen erhalten haben, gerade diejenigen sind, welche taub werden und zwar ausnahmslos. Nur die Körner mit den männlichen Potenzen bleiben dann befruchtungsfähig. Diese Annahme würde erklären, warum alle reifen Pollenkörner untereinander gleich sind und nur die eine bestimmte Gruppe von Potenzen führen.

---

2) J. M. Geerts Beiträge zur Kenntnis der Zytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana* 1909.

Dieselben Annahmen lassen sich auf die Samenknospen anwenden. Hier müssten diejenigen mit den väterlichen Potenzen rudimentär werden, und zwar ausnahmslos, und würden dadurch die befruchtungsfähigen nur mütterliche Erbschaften besitzen. Aus den einförmigen Eizellen würde dann bei Befruchtung mit den gleichfalls einförmigen Pollenkörnern, trotzdem diese andere Potenzen haben als die Samenknospen, dennoch eine einförmige Nachkommenschaft hervorgehen, und dieses würde die Konstanz der heterogamen Arten von *Oenothera* völlig erklären.

Die gemachten Annahmen entziehen sich bis jetzt der experimentellen Begründung und somit lege ich darauf keinen weiteren Wert. Man kann ebensogut annehmen, dass eine pangenetische Vermischung stattfindet, dass aber in jeder Sexualzelle nur eine der beiden Potenzgruppen aktiv werden könnte und dass somit die andere unterdrückt werden müsste. Doch lohnt es sich nicht, hier die zahlreichen sich darbietenden Erklärungen auszuarbeiten.

Jetzt wollen wir uns noch die Frage vorlegen, welche Gruppe von Merkmalen im Pollen und welche Gruppe in den Eizellen vererbt wird. Um diese zu beantworten ist es offenbar erforderlich, für unsere beiden Arten den Einfluss des Pollens von dem der Eizellen zu trennen und solches kann nur durch Kreuzung mit anderen Arten geschehen. Dabei treten sofort zwei Möglichkeiten auf. In einigen Fällen können die fraglichen Potenzgruppen über die antagonistischen Merkmale vorherrschen, in anderen aber von diesen dominiert werden. Die letzteren Fälle werden uns ihre Natur nicht entfalten, die ersteren aber wohl. Und falls die Dominanz eine ausreichende ist, werden die Bastarde diesen bestimmten Typus zur Schau bringen unabhängig von der Frage, welche die andere Art ist, die für die Kreuzung benutzt wurde.

Mit anderen Worten: Wenn ich *O. biennis* mit anderen Arten kreuze, über welche sie dominiert, so wird der Bastard stets denselben Typus haben und dieser wird nur in untergeordneten Merkmalen die Natur des anderen Elters verraten. Wegen der Heterogamie wird aber dieser Typus ein anderer sein, wenn die *O. biennis* als Vater in die Verbindung eintritt, als wenn sie die Rolle der Mutter übernimmt. Dasselbe wird für *O. muricata* gelten.

Jetzt komme ich zu den Versuchen und übergehe die Fälle mangelnder Dominanz. Es handelt sich also darum, das Bild der im Pollen vererbten Potenz getrennt von demjenigen der in den Eizellen übermittelten Erbschaften sichtbar zu machen.

Zunächst habe ich den Pollen von *O. biennis* übertragen auf die Narben von *O. biennis* Chicago, *O. cruciata*, *O. Hookeri*, *O. strigosa* und *O. Lamarckiana*. Die fünf Bastarde führen denselben Typus, mit geringen, von der Mutter herrührenden Differenzen. Dieser Typus ist in den Hauptzügen derselbe wie derjenige von

O. muricata × *biennis* und von *O. biennis* selbst. Die Blätter sind breit, die Blütenknospen, Blumen und Früchte genau so gebaut wie bei *O. biennis*. Die Tendenz, unter nicht ganz günstigen Bedingungen in zahlreichen Exemplaren den Stengel erst im zweiten Jahr zu treiben, ist in allen sehr charakteristisch. Die Tracht ist überall nahezu dieselbe. Die Farbe des Laubes ist grün, falls die Mutter grün war, aber rotbraun, wo das Anthocyan in der Mutter vorherrscht.

Hieraus folgere ich, dass das Bild der Art in *O. biennis* durch den Pollen auf die Nachkommen übertragen wird.

Ganz anders verhalten sich die Bastarde mit den nämlichen Arten, wenn sie *O. biennis* zur Mutter haben. Die Ähnlichkeit mit dieser verschwindet wie mit einem Schlage, sogar von der Neigung, leicht zweijährige Individuen hervorzubringen, bleibt keine Spur übrig. Es tritt ein ganz neuer Typus zum Vorschein und dieser ist in einer Reihe von Kreuzungen derselbe. Ich führe *O. biennis* × *biennis* Chicago, *O. biennis* × *Hookeri*, *O. biennis* × *strigosa* als Beispiele an. Diese Bastarde haben denselben Typus wie der eine der beiden Zwillinge von *O. biennis* × *Lamarckiana* und zwar die *velutina*. Dicke konische Blütenknospen gehören zu den auffallenden Merkmalen und deshalb nenne ich diese ganze Gruppe den *Conica*-Typus. Die Stengel sind hoch, wenig verzweigt, ungenügend verholzt und dadurch oft stellenweise der Fäulnis durch *Botrytis* anheimfallend; die Blätter schmal. Bei oberflächlicher Betrachtung kann man die einzelnen *Conica*-Formen leicht miteinander verwechseln, trotzdem sie in untergeordneten Merkmalen den Vater verraten. Von den reziproken Bastarden mit dem *biennis*-Typus sind sie aber scharf und deutlich verschieden.

Die *O. biennis* × *muricata* gehört zu derselben Gruppe, hat denselben hohen Grad der Einjährigkeit und dieselbe ungenügende Verholzung des Stengels, aber unter dem Einfluss des Vaters viel schmälere Blätter und nickende Sprossgipfel.

In den Eizellen von *O. biennis* wird somit ein Artbild vererbt, das in der Art selbst kaum zur Geltung gelangt und das wir als *Conica*-Typus bezeichnen können. In den Bastarden, welche *O. biennis* zur Mutter haben, gelangt er aber mehr oder weniger vollständig zur Herrschaft.

Das Eizellenbild von *O. muricata* lässt sich in derselben Weise ermitteln. Es ist von dem bekannten Bilde dieser Art durchaus verschieden. Es bildet auffallend hoch wachsende, sehr starke, nahezu unbehaarte und wenig verzweigte Pflanzen mit Blüten wie bei *O. biennis*. Ich nenne es den *Frigida*-Typus. Es dominiert in *O. muricata* × *biennis* Chicago, in *O. muricata* × *Hookeri* und in *O. muricata* × *strigosa*. Diese drei Bastarde sind dementsprechend nur mittels untergeordneter Merkmale voneinander zu unterscheiden.

In *O. muricata* × *biennis* ist der *Frigida*-Typus rezessiv, und ebenso in *O. muricata* selbst.

Das Pollenbild von *O. muricata* scheint im wesentlichen mit dem Bilde der Art selbst zusammenzufallen, doch habe ich es bis jetzt nur in *O. Lamarckiana* × *muricata* studieren können, und dieser Bastard ist steril.

Fassen wir jetzt das Mitgeteilte kurz zusammen:

1. Im Pollen von *O. biennis* L. und *O. muricata* L. werden andere spezifische Merkmale vererbt als in den Eizellen derselben Pflanzen.
2. Das „Pollenbild" entspricht in den Hauptzügen den sichtbaren Eigenschaften der Art, das „Eizellenbild" ist aber ein ganz anderes und soll für *O. biennis* als *Conica*, für *O. muricata* als *Frigida* bezeichnet werden.
3. Die „Pollenbastarde" dieser beiden Arten verhalten sich als Bastarde des Pollenbildes, die Eizellenbastarde aber als Mischlinge von *Conica*, bezw. von *Frigida*. Zu den *Conica*-Bastarden gehört z. B. *O. biennis* × *Hookeri*, und zu den *Frigida*-Mischlingen z. B. *O. muricata* × *Hookeri*.
4. Bei weiteren Kreuzungen werden die Merkmale des Großvaters nicht durch die Mutter, und diejenigen der Großmutter nicht durch den Vater auf die Großkinder übertragen.
5. Jedes „Bild" ist hier also entweder auf die männlichen oder auf die weiblichen Geschlechtszellen beschränkt. Eine Vermischung der Potenzen bei der Entstehung der Sexualzellen findet nicht statt.

Eine ausführliche Beschreibung meiner Versuche mit den erforderlichen Abbildungen ist in Vorbereitung.

La sistematica del genere Artemia in relazione col numero dei cromosomi delle cellule sessuali e in relazione col numero e colla grandezza delle cellule somatiche.

Del Dr. Cesare Artom.
(Dall' Istituto di Zoologia dell' Università di Cagliari.)

Come è generalmente noto, in talune specie animali (*Ascaris megalocephala*, *Ascaris lumbricoides*, *Helix pomatia*, *Echinus microtuberculatus*, ect. [8, p. 160]) esistono varietà con le cellule germinative a numero doppio di cromosomi. Tali varietà non possono assurgere alla dignità di specie, perchè nessun carattere morfologico appariscente e nessun altro carattere biologico o fisiologico le può far distinguere dalle varietà a numero semplice di cromosomi.

Tra i vegetali poi esistono forme assai vicine tra loro con le cellule germinative a numero doppio di cromosomi come nei casi

su esposti. Tali forme sono considerate come vere specie e non semplicemente come varietà, perchè, oltre che un numero diverso di cromosomi, esse possiedono cospicui caratteri morfologici differenziali. Per alcune specie poi dei generi *Alchemilla*, *Antennaria* e *Hieracium* si nota che la specie a numero doppio di cromosomi è differenziata dalla specie immediatamente vicina non solo morfologicamente, ma anche biologicamente. In talune specie infatti dei generi sopraricordati, raddoppiato il numero dei cromosomi, sorge il fenomeno dell' apogamia o dell' aposporia, la perdita cioè completa della sessualità (7, p. 545). Un fatto molto simile avviene per l' *Artemia salina*. Mentre cioè la forma sessuata di Cagliari a 42 cromosomi non è mai partenogenetica (1 e 3); indefinitamente partenogenetica è invece la forma di Capodistria e forse quella di Odessa a numero esattamente doppio di cromosomi cioè 84 (5 e 6).

Dunque nell' *Artemia salina* alla variante nel numero dei cromosomi, segue un diverso modo di riproduzione; così che già in un precedente lavoro, ho creduto opportuno considerare l' *Artemia salina* di Cagliari specificamente diversa dall' *Artemia salina* di Capodistria, sebbene nessun carattere morfologico appariscente giustifichi tra di esse una separazione sistematica (2, p. 16).

Le differenze d' ordine fisiologico tra le Artemie delle due località sono tanto importanti da far divergere completamente il modo di maturazione delle cellule sessuali; e sono poi così radicalmente fissate da perdurare inalterate qualunque sieno le condizioni d' ambiente in cui vivono le Artemie stesse. Allevai di fatto in Cagliari nelle comuni acque delle saline a circa 10° B. uova dell' *Artemia salina* di Capodistria gentilmente inviatemi dal prof. C. Cori direttore della Stazione Zoologica di Trieste. Orbene, in un ambiente così diverso da quello di Capodistria, come è quello di Cagliari, specialmente per condizioni di temperatura, le uova dell' *Artemia* di Capodistria danno esclusivamente femmine che si riproducono di continuo da più di un anno per partenogenesi: le uova poi di tali femmine nate e cresciute a Cagliari contengono costantemente e inalteratamente 84 cromosomi. — Risulta quindi che il diverso modo di riprodursi delle Artemie di Capodistria e di Cagliari deve ripetere la propria origine da cause interne esistenti nell' uovo e non già dalle condizioni d' ambiente. E per analogia con quanto avviene per le specie vegetali apogamiche sopraricordate, appare legittimo dedurre che la presenza nell' uovo di una maggiore quantità di cromatina sia la causa, che determinando un' evoluzione completamente diversa delle cellule germinative, conduce l' uovo dell' *Artemia salina* di Capodistria ad uno sviluppo partenogenetico. In questo caso il numero dei cromosomi delle cellule germinative, può ritenersi un ottimo carattere specifico e non è improbabile che istituendo uguali

criteri diagnostici anche per altre Artemie, sia possibile una revisione rigorosa di tutto il genere *Artemia* di cui le varie specie non possono essere sistematicamente separate, non esistendo tra le Artemie delle varie località differenze morfologiche abbastanza appariscenti (9, p. 419).

Dati i fatti su esposti appare molto interessante il cercare come possa essere avvenuto il raddoppiamento del numero dei cromosomi nel caso dell' *Artemia salina* di Capodistria e in linea generale in tutti i casi in cui tale raddoppiamento si nota nella specie immediatamente vicina. Se si potesse con una legge unica, valevole per tutti e due i regni del mondo organico, determinare quale è il meccanismo che presiede al fenomeno del raddoppiamento del numero dei cromosomi, si potrebbe preparare la via ad una spiegazione veramente scientifica per uno dei casi dell' origine di nuove specie.

Con le sue classiche esperienze su uova di *Echinus microtuberculatus*, Boveri (4) ha potuto dimostrare che uova *Monaster* di *Echinus* raddoppiano il numero dei cromosomi senza che intervenga subito nel nucleo e nell' uovo la prima divisione di segmentazione; e ciò in causa della mancata divisione del centrosoma. Intervenendo poi la divisione del centrosoma, l' uovo diventa un *Amphiaster* normale; seguono le divisioni regolari; i nuclei però di ciascun blastomero contengono esattamente il doppio della quantità normale di cromatina; di qui l' origine di larve di *Echinus* perfettamente regolari con numero di cromosomi doppio però del normale.

Per l' *Oenothera gigas* (un mutante dell' *Oenothera Lamarckiana* a doppio numero di cromosomi) Gates (7) crede che nell' uovo di tale mutante sia avvenute quanto avviene nell' uovo *Monaster* di *Echinus*; e che cioè dopo la fecondazione ambedue i pronuclei raddoppino il numero dei cromosomi senza che intervenga però immediatamente nel nucleo e nell' uovo la prima divisione di segmentazione.

Per l' *Artemia salina* non propendo per un' ipotesi di tal genere. Ammetterei piuttosto che in una *Artemia* sessuata come quella di Cagliari (a 42 cromosomi numero normale, 21 numero ridotto) possano due pronuclei a 42 cromosomi (in cui non sarebbe cioè avvenuta la riduzione nel numero dei cromosomi) unirsi in un uovo e dare origine così ad un fuso di segmentazione ad 84 cromosomi. Da un uovo di tal genere prenderebbe origine la forma di *Artemia* a partenogenesi indefinita. Per avvalorare tale ipotesi (sulla quale esprimo il massimo riserbo) non possiedo che un sol fatto: l' esistenza cioè di uova dell' *Artemia* di Cagliari in cui, non essendo avvenuta la riduzione nel numero dei cromosomi, la vescicola germinativa disposta ad emettere il 1° globulo polare, invece di contenere 21 tetrade, contiene 42 diade, il numero normale cioè invece del numero ridotto di cromosomi (3, p. 511 e Fig. 12).

Dato poi il fatto che l'*Artemia* di Capodistria raggiunge all'incirca le stesse dimensioni (se uguali le condizioni d'ambiente) che raggiunge l'*Artemia* di Cagliari, e dato poi il fatto che le uova da cui provengono le due Artemie sono identiche nelle dimensioni, e diversificano solamente per una diversa quantità di sostanza cromatica e forse di citoplasma, è interessante stabilire se il rapporto di grandezza dei nuclei delle cellule somatiche è nelle due Artemie proporzionale alla quantità di cromatina contenuta nell'uovo da cui ciascuna *Artemia* proviene.

Avendo al riguardo istituite alcune ricerche comparate, a titolo di nota preventiva dirò che le cellule e i nuclei delle cellule di qualche tessuto (specialmente dei segmenti dell'addome) sono nell'*Artemia* di Capodistria in molto minor numero, ma viceversa grandi forse più del doppio che non le stesse cellule e i nuclei delle cellule degli stessi tessuti dell'*Artemia* di Cagliari. Si verifica quindi esattamente la nota legge di Boveri dedotta dalle sue classiche esperienze sulle uova e sulle larve di *Echinus microtuberculatus* (4), che cioè la grandezza delle cellule di tali larve è direttamente proporzionale al numero dei cromosomi, mentre inversamente proporzionale è nelle stesse larve il numero delle cellule.

Parimenti in relazione a tale legge Gates osserva che le cellule nell'epidermide dei petali, sono nell'*O. gigas* esattamente il doppio delle stesse cellule nell'*O. Lamarckiana* (7, p. 533). La grandezza delle cellule somatiche nelle Artemie è così direttamente proporzionale al quantità di sostanza cromatica delle cellule germinative. Senza dovere ricorrere ad una minuta analisi citologica di queste è così possibile separare le varie Artemie saline comparando tra loro le cellule dei vari tessuti. Queste mie deduzioni sono da accogliere specialmente perchè i lavori di Sachs, Amelung e Boveri (4, p. 62) tendono a dimostrare che la grandezza delle cellule somatiche è un carattere specifico, fisso, direi quasi ereditario in seno alla specie stessa. Risulta così che per la separazione sistematica di specie dubbie (e il caso dell'*Artemia salina* lo dimostra all'evidenza) possa talvolta l'applicazione di criterî di tal genere dare risultati assai soddisfacenti.

Riassumendo, l'*Artemia* sessuata di Cagliari specificamente diversa da quella di Capodistria (a partenogenesi indefinita) è a questa legata per un rapporto costante nel numero dei cromosomi. Questo rapporto è precisamente quello che si osserva tra i vegetali in alcune specie dei generi *Alchemilla*, *Antennaria* e *Hieracium*, in cui il numero dei cromosomi è precisamente il doppio del numero dei cromosomi della specie immediatamente vicina e in cui, come nel caso dell'*Artemia* di Capodistria, si nota la perdita completa della sessualità e l'esclusiva riproduzione apogamica. Volendo poi

estendere le considerazioni contenute nel lavoro di Gates anche al caso dell'*Artemia salina*, il fatto del raddoppiamento del numero dei cromosomi dell'*Artemia partenogenetica* di Capodistria potrebbe valutarsi come un fenomeno evolutivo della specie sessuata a numero minore di cromosomi.

Conchiudendo poi, e rimanendo nell'ambito dei soli fatti da me accertati, ed istituendo nuovi criterî per la sistematica del genere *Artemia*, ritengo l'*Artemia salina* di Capodistria specificamente diversa da quella di Cagliari:

1° Perchè l'uovo dell'*Artemia partenogenetica* di Capodistria contiene 84 cromosomi, cioè il doppio dei cromosomi dell'*Artemia sessuata* di Cagliari.

2° Perchè le cellule di molti tessuti dell'*Artemia* di Capodistria sono grandi più del doppio e in molto minor numero delle cellule degli stessi tessuti dell'*Artemia* di Cagliari.

Opere citate.

1. Artom, C. Ricerche sperimentali sul modo di riprodursi dell'*Artemia salina* Lin. di Cagliari. Biol. Centralbl. Bd. XXVI, Nr. 1, 1906.
2. — Ricerche sperimentali sulla variazione dell'*Artemia salina* Lin. di Cagliari. Biologica. Vol. 1°, Nr. 14. Torino. C. Clausen (H. Rinck succ.) 1907.
3. — La maturaz. la fecond. e i primi stadî di sviluppo dell'*Artemia salina* Linn. di Cagliari. Biologica. Vol. 1°. Nr. 24. 1907. Torino. C. Clausen. 1907.
4. Boveri, Th. Zellenstudien. Heft 5°. Fischer. Jena 1905.
5. Brauer, A. Zur Kenntnis der Reifung d. parthen. sich entwick. Eies von *Artemia salina*. Arch. f. mikrosk. Anat XLIII. Bd. 1893.
6. Fries, W. Die Entwickl. d. Chromos. im Ei von *Branchipus* Grub. und der parthen. Generat. von *Artemia salina*. Arch. f. Zellforschung. 4. Bd. 1. Heft. 1909.
7. Gates, R. R. The Stature and Chromosomes of *Oenothera gigas* De Vries, Arch. f. Zellforschung. 3. Bd. 4. Heft.
8. Montgomery, Thos. H. Jr. Chromosomes in the Spermatogenesis of the *Hemiptera Heteroptera*. Extracted from Trans. of the Amer. Phylos. Soc. N. S. Vol. XXI. Parte III. Philadelphia 1906.
9. Simon, E. Etudes sur les crustacés du sous-ordre des *Phyllopodes*. Annal. de la Soc. Entom. de France 1886.

Bemerkungen über die Knospenbildung von Hydra.

Von J. Hadži (Zagreb).

(Aus dem vergl.-anat. Institut der kgl. Universität zu Zagreb.)

Die Veranlassung zu den vorliegenden Bemerkungen gab die sehr kurze aber schroffe Zurückweisung meiner in den „Arb. der zool. Institute in Wien (Hadži, 1) publizierten Befunde, die Knospenbildung von *Hydra* betreffend. In diesem Blatte hat F. Braem (2) gelegentlich eines interessanten Aufsatzes über „Die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vorläufer der geschlechtlichen“ und zwar in einer Fußnote, meine Befunde als durchaus unrichtig hingestellt. Ursprünglich wollte ich mit diesen meinen Bemerkungen abwarten,

bis Braem die dortselbst angekündigten vollständigeren Darlegungen veröffentlicht haben würde, doch tue ich es schon jetzt aus mehreren hier nicht zu erörternden Gründen.

Ich will gleich bemerken, dass die von Braem gestellte Bedingung für eine vollständigere Darlegung meines Materials wenigstens teilweise (es ist erst so kurze Zeit verstrichen, seitdem meine Arbeit erschien) erfüllt wurde. Von einer der berufensten Seite, nämlich im Korschelt-Heider's „Lehrbuch d. vergl. Entwickelungsgesch. d. wirbellosen Tiere" (Allg. Teil, 4. Lief., 2. Hälfte, Jena 1910, S. 553) wurden meine Angaben übernommen, allerdings mit einem Zusatze, der meinetwegen bestehen bleiben kann, so lange keine Publikation tüchtiger Nachuntersuchung vorliegt. Auch A. Kühn (3) und Ch. L. Boulenger (4) (die Arbeit des letzteren findet noch später Erwähnung) treten durchaus nicht gegen meine Angaben auf. Der Arbeit Tannreuther's (5) konnte ich leider nicht habhaft werden.

Meine Angaben fußen auf soliden Beobachtungen sehr zahlreicher, tadellos hergestellter Präparate, wie dies die der Arbeit beigegebenen, mit Zeichenapparat entworfenen und genau nach den Präparaten ausgearbeiteten Abbildungen zeigen dürften. Zur Untersuchung der Knospenbildung dürfen nur solche Präparate benützt werden, an welchen die interstitiellen (indifferenten) Zellen besonders gefärbt sind, um ein richtiges Bild des Vorgangs aus den Schnittserien rekonstruieren zu können. Jene Textabbildungen, welche Braem (6) vor Jahren gelegentlich der Zurückweisung der Angaben Al. Lang's (7) in diesem Blatte brachte, lassen bei weitem nicht auf die genügende Güte der Präparate schließen. Auch kann es vorkommen, dass man an ganz gut behandelten Präparaten dennoch keine überwandernde Zellen zur Beobachtung bekommt. Es hängt eben teilweise vom Glück ab, ob man das Tier gerade in dem Momente fixiert hatte, als gerade die Überwanderung geschah. Dass die Schwierigkeiten des Nachweises der Überwanderung nicht gering sind, wird ein jeder wohl wissen, der damit zu tun hatte. Ich erinnere nur nebenbei an die kürzlich erschienene Untersuchung Buddenbrocks (8) über die Entstehung der Statoblasten bei den Bryozoen.

Wenn man auch nicht das Glück hat, gleich die überwandernden indifferenten Zellen zu beobachten, so wird man doch auf den ersten Blick auf einem guten Schnitt durch eine möglichst junge Knospenanlage über die Rolle, welche dabei die indifferenten Zellen spielen, ins klare kommen. So viel ich aus dem kurzen Bericht (Zool. Jahresber. d. zool. Stat. in Neapel 1909) über die Arbeit Tannreuther's (5) ersehen kann, kommt er zur selben Ansicht über die führende Rolle der indifferenten Zellen bei der Bildung der Knospe von *Hydra*.

Meine Arbeit mit jener von Al. Lang (7) in eine nähere Beziehung zu bringen, geht nicht an, sobald man beide Arbeiten kritisch verglichen hat. Es ist nicht richtig zu sagen, dass nach meinen Untersuchungen die Knospe von *Hydra* lediglich vom Ektoderm des Muttertieres gebildet wird, wie dies Lang gefunden haben wollte. Ich habe nie behauptet, die Stützlamelle wäre aufgelöst, sie ist gewiss immer vorhanden, wenn sie auch an der Spitze der Knospe sich nicht immer färberisch so verhält, wie die alte Stützlamelle. Man könnte ganz gut in dem von Korschelt-Heider angedeuteten Sinne sagen, dass die Knospe trotz ihrer Abstammung allein von indifferenten Zellen, welche jenseits der Stützlamelle gelegen sind, aus Ekto- und Entoderm entstehe. Wem die rein ektodermale Abstammung zu ungeheuerlich vorkommt, brauchte nur zu sagen, dass die übergewanderten Zellen eben dadurch, dass sie auf die andere Seite der Stützlamelle gewandert sind, zu entodermalen geworden sind. Dabei darf man natürlich nicht vergessen, dass die indifferenten Zellen eben ganz embryonal sind und aus ihnen, so viel wir wissen, alles mögliche entstehen kann.

Findet Herr Braem auf seinen Präparaten und zwar auf solchen der jüngsten Stadien zahlreiche (oder nur einige) Muskelepithel- oder Nährmuskelepithelzellen in Teilung begriffen, so möge er davon Abbildungen anfertigen und veröffentlichen. Ich fand solches nie. Auch finde ich im Entoderm der jüngsten Knospungsstadien nie „reichlich embryonale Zellen und Teilungsfiguren". Erst nachdem im Ektoderm die Anlage der Knospe an der großen Menge der indifferenten Zellen schon ganz deutlich zu erkennen ist, treten im Entoderm und zwar subepithelial zuerst ganz vereinzelte ebensolche Zellen auf, es sind eben die hierher übergewanderten.

Dass die Knospung von *Hydra* auf andere Weise verläuft als etwa bei *Obelia* oder *Eudendrium*, das wissen wir sehr gut und glauben auf das Warum? einigermaßen gut geantwortet zu haben. *Hydra* steht nicht mehr vereinzelt da. In meiner, von Braem angegriffenen Arbeit habe ich bereits der Meinung Ausdruck gegeben, dass bei gewissen Formen der Hydroiden, welche der *Hydra* ähnliche Bauverhältnisse zeigen, ein gleiches Verhalten der indifferenten Zellen während der Knospenbildung zu erwarten ist. Nun teilt uns Ch. L. Boulenger (4) in einer interessanten Arbeit mit, dass er am Hydranten des Polypen von *Moerisia lyonisi* die Medusenknospen auf ähnliche Art und Weise entstehen sah, wie ich es für die *Hydra* beschrieb. Die Hauptrolle spielen die indifferenten Zellen, welche Boulenger gelegentlich aus dem Ekto- in das Entoderm wandernd fand.

Trotz des besonders in neuerer Zeit herrschenden Widerstreites der Meinungen über das gegenseitige Verhältnis der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung speziell bei *Hydra*, ist es für

einen Kenner der morphologischen Verhältnisse von *Hydra* außer Zweifel, dass hier eine sehr nahe Beziehung zwischen beiden Fortpflanzungsarten besteht. Gerade *Hydra* passt sehr gut in das von Braem so schön entworfene Bild über diese Beziehungen. Ganz richtig ist nach meiner Ansicht die Angabe Tannreuther's (4), wonach bei *Hydra* keine Kontinuität der Keimzellen besteht. Die Keimzellen entstehen aus einem derzeit unbekannten Anlasse aus indifferenten Zellen, aus welchen höchstwahrscheinlich auch eine Knospe oder eine Gruppe von Nesselzellen oder was anderes hätte entstehen können. Das eine *Hydra*-Ei, welches in einer Ovarialanlage entsteht, nimmt seinen Ursprung aus vielen zunächst indifferenten Zellen. In Anbetracht dieser Tatsachen wird man doch nicht diese außerordentliche Ähnlichkeit beider Anlagen als zufällig bezeichnen wollen! Es liegt so nahe, die bei *Hydra* gefundenen Verhältnisse mit jenen von Margeliden in nähere Beziehung zu bringen, wobei es vorderhand ganz gleichgültig ist, ob man die bei *Hydra* gefundene Knospungsart oder jene der Margeliden als ursprünglicher annimmt. Stellen wir uns z. B. auf den von Braem vertretenen Standpunkt, so haben wir eine schöne, ziemlich vollständige Reihe von *Eudendrium* über *Hydra* zu den Margeliden.

Am Ende will ich noch erwähnen, dass ich neuerdings zu anderen Zwecken zahlreiche Schnittserien von knospenden Hydren herstellte und bei Durchsicht derselben das in meiner Arbeit beschriebene als durchaus richtig befand.

Literaturverzeichnis.

1. J. Hadži: Die Entstehung der Knospe bei *Hydra*. Arb. d. zool. Inst. Wien-Triest. T. XVIII, H. I, 1909.
2. F. Braem: Die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vorläufer der geschlechtlichen. Biol. Centralbl. Bd. XXX, 1910.
3. A. Kühn: Die Entwickelung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen. Zool. Jahrb. Bd. 30, Abt. f. Anat., 1910.
4. Ch. L. Boulenger: On the Origin and Migration of the Stinging-cells in craspedote Medusae. Quart. Jour. of micr. Sc. Vol. 55, 1910.
5. G. W. Tannreuther: Budding in *Hydra*. Biol. Bull. Woods Hole Vol. 16, zit. nach Zool. Jahresber. d. Stat. Neapel, 1909.
6. F. Braem: Über die Knospung bei mehrschichtigen Tieren, insbesondere bei Hydroiden. Biol. Centralbl. Bd. XIV, 1894.
7. Al. Lang: Über die Knospung bei *Hydra* und einigen Hydroidpolypen. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. LIV, 1892.
8. W. v. Buddenbrock: Beiträge zur Entwickelung der Statoblasten der Bryozoen. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 96, 1910.
9. G. W. Tannreuther: Observations on the Germ-cells of *Hydra*. Biol. Bull. Woods Hole Vol. 16, zit nach Zool. Jahresber. d. Stat. Neapel, 1909.

Die Wirkungsweise der Mundwerkzeuge bei Seidenraupen.

Von H. Jordan, Tübingen.

Es ist kein großes Problem, auf das ich die Aufmerksamkeit des Lesers lenken möchte, aber ein Problem, dessen Lösung uns

eine Reihe kompliziert zweckmäßiger Maschinchen in ihrem Wirken verständlich macht. Diese Maschinchen sind die Mundwerkzeuge kauender Insekten, das Problem aber ist folgendes: Zum eigentlichen Schneiden sind die Oberkiefer der kauenden Insekten in der Regel äußerst ungeeignet und doch scheint es, als nehmen die meisten dieser Tiere ihre Nahrung dadurch auf, dass sie von einem großen Stück der ernährenden Substanz jeweils kleine Bissen lostrennen, klein genug, durch die enge Speiseröhre der Tiere hindurchzutreten. Wie aber kann das geschehen? Für *Carabus auratus* habe ich diese Frage zu beantworten gesucht, indem ich zeigte, dass der Käfer keineswegs Stücke des zur Nahrung dienenden Fleisches abbeißen kann, sondern dass er das Fleisch außerhalb seines (des Käfers) Körpers verdaut, auflöst, und erst die Lösung einschluckt [1]).

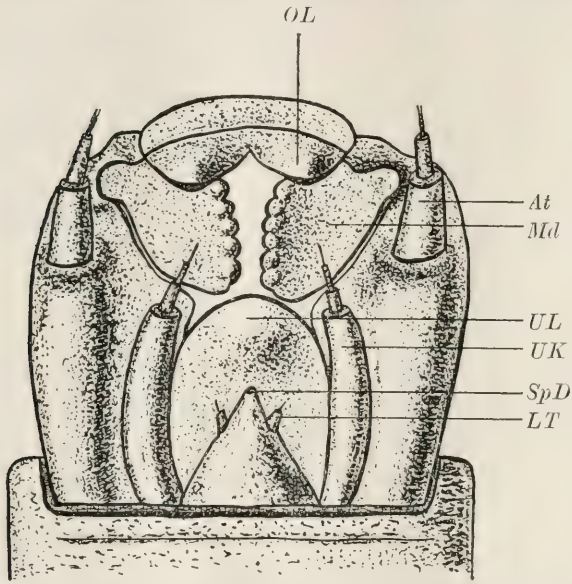


Fig. 1. Schema der Mundwerkzeuge einer Raupe. *OL* Oberlippe, *At* Antenne, *Md* Mandibel, *UK* Unterkiefer, *UL* Unterlippe, *SpD* Mündung der Spinndrüse, *LT* Lippentaster. (Unter Benutzung einer Figur von Verson und Quajat.

In den folgenden Zeilen möchte ich nun kurz über einige Beobachtungen an fressenden Seidenraupen berichten, die dem gleichen Problem gelten. In der Literatur konnte ich eine gleiche Beschreibung nicht finden. Sollte ich aber eine solche übersehen haben, so wäre ich für Mitteilung dankbar!

Unsere Raupen fressen stets am Rande des Blattes, das sie mit den vorderen Beinen festzuhalten pflegen. Der Kopf mit einem Teile des Vorderkörpers beschreibt halbkreisförmige Bewegungen, je einen recht regelmäßigen Halbkreis in den Blattrand fressend: Schicht um Schicht konzentrisch abweidend, dringt der Kopf — von oben nach unten fressend, von unten nach oben „leerlaufend" und den Ausgangspunkt wieder gewinnend — weiter und weiter in das

1) Jordan, H., 1910. Über „extraintestinale" Verdauung im allgemeinen und bei *Carabus auratus* im besonderen. Biol. Centralbl. Bd. 30, p. 85—96.

Blatt vor[2]). Die Mandibeln schneiden auch bei diesen Raupen nicht eigentlich: sie packen ein Stück Blattrand, dann wird der ganze Kopf ein Stückchen zurückgezogen und dadurch das zwischen den Kiefern eingeklemmte Stück abgerissen, wie von einer weidenden Kuh das Gras abgerissen wird. Das Zurückziehen des Kopfes führte an sich nicht zum Ziele: der Blattrand würde jeweils mitgezogen werden und das geklemmte Stück sich nicht ablösen. Hier treten nun Oberlippe (*OL*) und Unterlippe (*UL*) in Tätigkeit. Ihre Bewegungsrichtung ist etwa senkrecht zur Längsachse der Raupe, d. h. vom

Fig. 2.

Fig. 3.

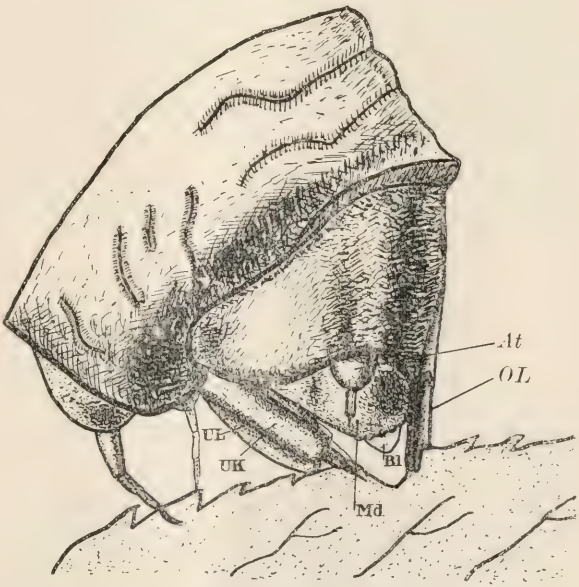


Fig. 2 u. 3. Schema für die Wirkungsweise der Mundwerkzeuge. Bezeichnung wie Fig. 1. *Bl* abgebissenes Blattstück, zur Verdeutlichung gezeichnet, als ragte es über die Oberlippe hinaus. Die Oberlippe (besonders in Fig. 3) ist im Verhältnis zu lang gezeichnet, um das Vorstoßen (Fig. 3) zu veranschaulichen.

2) Vergl. auch Graber, Vitus. Die Insekten. München, Oldenbourg, 1877, Bd. 1, hauptsächlich p. 120, 135; Bd. 2, p. 221. Verson, E. e Quajat, E. Il Filugello e l'arte sericola. Padova e Verona, fratelli Drucker 1896.

Munde aus senkrecht nach unten (ventral, wie wenn wir die Zunge gerade herausstrecken).

Dabei erfolgt jeweilig solch ein Vorstoß genau dann, wenn der Kopf nach Mandibelschluss sich zurückzieht. Da nun beide Lippen auf den Blattrand sich aufstützen, so drücken sie ihn von dem zwischen den Mandibeln eingeklemmten Stücke ab, es muss losgerissen werden. Es ist schön zu sehen, mit welcher Präzision dieser Apparat arbeitet, gleich der Kolbenstange einer Dampfmaschine zwischen zwei Steuerungsstangen. Und obwohl der Kopf mit den Mandibeln Stück für Stück in Windeseile aus dem Blattrand zupft, so rührt sich das (z. B. lose auf dem Tisch liegende) Blatt nicht vom Flecke[3]).

Die Oberlippe ist, wie die Figur zeigt, mit einem Einschnitt in der Mitte versehen, in diesen Einschnitt passt der Blattrand. Ähnliches finden wir bei der Unterlippe: Der Blattrand stützt sich auf den mit *UL* bezeichneten weichen Wulst[4]), während die beiden Maxillen *UK* ein Abrutschen verhindern. So wird einmal vermieden, dass das Blatt bei der geschilderten Funktion der beiden „Lippen" von diesen abrutscht, zugleich aber leisten die beiden Organe hierdurch der Nahrungsaufnahme einen neuen Dienst:

In den beiden Einschnitten läuft das Blatt — bei den schnellen Halbkreisen, die der Raupenkopf beim Fressen ausführt — in sicherer Führung wie in einer Nute. Trotz aller Eile treffen daher die Mandibeln stets den erwünschten Rand. So wird es auch verständlich, dass die Raupen so große Schwierigkeit haben, ein Blatt in der Mitte anzufressen. Ist dies aber einmal gelungen, haben sie in die Mitte der Blattspreite ein Loch gefressen, so wird von da an der Rand des Loches gleich dem Blattrande behandelt.

Zur Kritik der Entelechielehre von H. Driesch.

Von Dr. Slavko Šećerov.

Unter den neueren neovitalistischen Systemen ist die Entelechielehre von H. Driesch ohne Zweifel die bedeutendste Leistung, nicht nur wegen der Persönlichkeit des Autors, sondern vielmehr wegen der Grundlagen, auf denen diese Lehre ruht.

Driesch glaubt seinen Vitalismus bewiesen zu haben, die Entelechie ist ihm ein Naturfaktor, eine Naturkonstante wie die Energie oder eine andere physikalisch-chemische Konstante.

Seine Beweise des Vitalismus gründen sich auf experimentelle und biologische Tatsachen und auf die Analyse der Handlung.

3) Die Lippen bewegen sich nur relativ zum Kopf, relativ zum Blattrande aber nicht.

4) Also nach Verson und Quajat ein Teil der Unterlippe.

Den ersten Beweis zieht er aus der Analyse der harmonisch-äquipotentiellen Systeme[1]). „Der Ausgangspunkt aller Formbildung kann nicht als eine Maschine angesehen werden und der Prozess der Differenzierung wenigstens, wo er auf der Grundlage harmonisch-äquipotentieller Systeme ruht, kann nicht eine Maschine als Basis haben. Es kann keine Art von Maschine in der Zelle geben, aus der das Individuum entsteht, weil diese Zelle sowohl in ihrem Protoplasma wie in ihrem Kern aus einer langen Reihe von Teilungen hervorgegangen ist, die alle gleiche Produkte lieferten und weil eine Maschine nicht dieselbe bleibt, wenn man sie teilt. Anderseits kann nicht irgendeine Art von Maschine die wahre Grundlage eines harmonischen Systems mit seinen vielen Zellen und Kernen sein, weil die Entwickelung dieses Systems normal abläuft, wenn man auch seine Teile verlagert oder teilweise entfernt und weil eine Maschine in solchen Fällen niemals sich selbst gleich bleiben würde" (I. Bd., p. 244). In den letzten Sätzen ist auch der zweite Beweis enthalten. Es besagt, dass es eine Absurdität ist anzunehmen, dass eine komplizierte, nach den drei Richtungen des Raumes in typischer Weise verschiedene Maschine viele, viele Male geteilt werden und doch immer ganz bleiben könne. Es kann keine Maschine irgendwelcher Art Ausgangspunkt der Entwickelung und Basis der Vererbung sein.

Der dritte Beweis gründet sich auf der Analyse der Handlung bezw. der Individualität der Zuordnung, wie sie beim Handeln vorliegt. Man kann diesen Beweis mit Driesch (Bd. II, p. 96) folgendermaßen zusammenfassen: „Die historische Reaktionsbasis könnte mechanistisch verstanden werden, wenn sie nichts anderes leisten würde als ein Phonograph; ihr Hauptkennzeichen ist aber die freie Kombination ihrer Elemente, eben deshalb müssen wir annehmen, dass ein Faktor, welcher auch nicht in irgendeiner Weise irgend etwas Anorganischem gleicht, der eigentliche handelnde Faktor ist; die historische Reaktionsbasis kann daher nur mit Bezug auf ihre Elemente durch physikalisch-chemische Prozesse, d. h. durch das Hirn als hirnaffizierende Reize geschaffen worden sein; eben diese Elemente stehen dann dem autonomen handelnden Agens zur Verfügung."

Aus diesen drei Beweisen folgert Driesch, dass im Organismus ein Naturfaktor vorhanden sein müsse, der die freie Kombination der Elemente beim Handeln bewirkt (3. Beweis) oder aus den einzelnen Blastomeren des Seeigeleies das Ganze bildet (1. Beweis) oder aus jedem beliebigen Ei den ganzen normalen Organismus

1) Alle nicht näher bezeichneten Zitate sind aus der „Philosophie des Organischen" (Gifford-Vorlesungen, gehalten an der Universität Aberdeen in den Jahren 1907—1908 von H. Driesch. 2 Bände, Leipzig 1909) entnommen.

entstehen lässt (2. Beweis). Er nennt ihn Entelechie im ersten und zweiten Beweise, Psychoid im dritten Beweise.

In beiden ersten Beweisen (1. und 2.) liegt ein einheitliches Problem, nämlich das Problem des Ganzen. Das Ganze bildet sich aus Teilstücken des harmonisch-äquipotentiellen Systems oder der ganze normale Organismus bildet sich aus dem Ei, einem Teile des Ganzen.

„Es gibt eben eine Fähigkeit zum Ganzen im Organismus und diese Fähigkeit kann nie und nimmer entstanden sein durch die vom Lamarckismus angenommenen Prozesse" (p. 287, I. Bd.).

Aber auch für den autonomen Faktor, der Handlung, für den Begriff Psychoid sagt Driesch: „Wir würden den Begriff des Psychoids nicht benötigen, wenn die Handlung eine Summe und nicht ein Ganzes wäre" (p. 157, II. Bd.).

Nun gehen wir zur Darstellung, durch welche positive Merkmale ist die Entelechie ausgezeichnet; wie sie, die Aufgabe, nämlich die Bildung des Ganzen bei den organischen Prozessen erfüllt und weiter, wie ist ihr möglich das zu leisten, was den anderen Naturfaktoren unmöglich ist oder erscheint.

Denn eigentlich sind die drei Beweise von Driesch einfach negativer Natur; er legt die Unmöglichkeit der physikalisch-chemischen Erklärung dar, oder vielmehr die Beweise postulieren die Unmöglichkeit der physikalisch-chemischen Erklärung, aber wenn man auch das zugeben würde, folgt noch gar nicht, dass es einen solchen Naturfaktor geben muss, wie es die Entelechie ist, der alles physikalisch-chemische Unmögliche verrichten muss und verrichten kann.

Hier liegt bei Driesch der erste logische Sprung. Driesch sagt ferner: „Der wirkliche Organismus, wie er sich der Beobachtung darbietet, ist sicherlich eine Kombination von Einzelheiten, deren jede, wie bei einer Maschine, in physikalischen und chemischen Ausdrücken beschrieben werden kann und alle Veränderungen dieser Einzelheiten führen zu Resultaten, welche in solcher Weise beschrieben sind; aber der letzte Grund des Ursprunges der Kombination und aller ihrer Veränderungen ist nicht wieder selbst ein Agens oder eine Kombination von Agentien, wie Physik und Chemie uns kennen lehren, sondern ruht auf Entelechie, und ebenso ist der letzte Grund des Ursprunges irgendeiner Art von Maschine, welche ja das Ergebnis einer Handlung ist, nicht wiederum eine Maschine selbst. Wir wollen alle Arten von Entelechien oder Psychoiden intensive Mannigfaltigkeiten nennen; freilich enthalten sie etwas „Mannigfaltiges"; aber die Elemente dieser Mannigfaltigkeit sind weder räumlich nebeneinander, noch zeitlich nacheinander. Wir können sagen, dass die Entelechie im Gedanken mannigfach, als Naturagens einfach sei" (p. 106, II. Bd.).

Wir sehen aus diesen Worten die erste positive Charakteristik der Entelechie. Die Entelechie ist intensive Mannigfaltigkeit, als Naturagens einfach, im Gedanken mannigfach; ihre Elemente sind weder räumlich nebeneinander, noch zeitlich nacheinander geordnet. Nun entsteht die Frage, können die Elemente irgendeines Naturfaktors weder räumlich nebeneinander, noch zeitlich nacheinander zusammengesetzt, geordnet oder auch „in den Gedanken" sein? Ist so etwas bekannt? Hat Driesch das bewiesen oder vielleicht plausibel gemacht?

Alle diese Fragen können negativ oder einfach unbeantwortet gelassen werden.

Die Entelechie und Psychoide sind keineswegs psychischer Natur. „Noch einmal sagen wir, dass weder Entelechie noch Psychoid „psychischer Natur" sind; in der psychischen Sphäre gibt es für den idealistischen Philosophen nur mein „Ich". „Ich" habe Empfindungen und Gefühle und Urteile und Wünsche; die Natur aber als das Objekt meines Wahrnehmens und Urteilens und Wünschens hat nur Agentien oder Faktoren, die sich auf ihren Bau und den Typus ihrer Veränderungen beziehen; Entelechie und Psychoide gehören zu diesen Faktoren" (p. 138, II. Bd.). Das sagt Driesch, aber wie wir aus der Analyse des Entelechiebegriffes sehen werden, ist das nicht richtig. An der Entelechie bleiben psychische Eigenschaften haften, sie ist ein verstecktes „Ich", immateriell, das unräumlich ist und doch im Raume wirkt, auf „Ich" gründet sich der direkte Beweis des Vitalismus.

Das scheint mir auch verständlich zu sein, denn der Vitalismus von Driesch ist psychischen Ursprungs. Er sagt im „Vitalismus als Geschichte und Lehre" (p. 162): „Die Notwendigkeit des Vitalismus war mir persönlich zwar bereits 1895 durch Analyse des Handlungsproblems aufgegangen etc." Die späteren Beweise scheinen nur einen dekorativen Wert zu haben und darum ist auch verständlich, dass die Darstellung von Driesch am überzeugendsten dort klingt, wo er sich in der Sphäre der psychischen Erscheinungen bewegt, nämlich bei der direkten Rechtfertigung der Entelechie und bei dem direkten Beweise des Vitalismus (II. Bd., p. 286—289).

Die Entelechie hat folgende Aufgabe: „Der Aufbau des Organismus als eines kombinierten Körpers typischen Stiles ist die Aufgabe der Entelechie. Entelechie bedeutet die Fähigkeit, ‚forma essentialis, zu bilden" (p. 149, II. Bd.) oder wir können ganz kurz, den Beweisen folgend, sagen, die Aufgabe der Entelechie ist die Bildung des Ganzen.

Nach Driesch gibt es verschiedene Arten von Entelechien: „Es gibt da die Entelechia morphogenetica und später die Entelechia psychoidea und die letztere kann man wieder scheiden, je nachdem sie Instinkte oder Handlungen lenkt. Ferner kann man

auch sagen, dass die verschiedenen Teile des Gehirns, wie z. B. bei Wirbeltieren die Hemisphären und das Kleinhirn, ihre verschiedenen Arten von Entelechien besitzen. So können wir in der Tat von einer Ordnung der Entelechien nach Rang oder Wert sprechen, einer Ordnung, die vergleichbar ist der Rang- oder Wertordnung in einem Heere oder einer Verwaltung. Alle Entelechien leiten ihren Ursprung von der einen anfänglichen her und können in dieser Beziehung doch wieder alle zusammen eine heißen" (p. 149—150, II. Bd.).

Die ursprüngliche Entelechie des Eies nun schafft nicht nur abgeleitete Entelechien, sondern baut auch alle möglichen Arten rein mechanischer Anordnung auf.

Man kommt endlich nach Driesch zur Einsicht, dass die verschiedenen Formen der Harmonie bei der Entstehung und Funktion von Teilen, die nicht unmittelbar voneinander abhängen, in letzter Linie die Folge entelechialer Akte sind. Die Entelechie, welche sie gemacht hat, war in ihrer intensiven Mannigfaltigkeit harmonisch; eben deshalb sind die von ihr geschaffenen extensiven Strukturen harmonisch.

Aber die Entelechie kann bei ihren Akten keine Intensitätsdifferenzen irgendwelcher Art schaffen.

„Aber soweit wir auf Grund der Tatsachen, der Restitutionen und Adaptionen urteilen können, ist Entelechie fähig, diejenigen Reaktionen, welche zwischen den in einem System vorhandenen Verbindungen möglich sind und ohne Dazwischenkunft von Entelechie geschehen würden, so lange zu suspendieren, wie sie es nötig hat" (p. 182—182, Bd. II).

Diese Fähigkeit zu temporären Suspensionen anorganischen Geschehens muss als die wichtigste ontologische Eigenschaft der Entelechie angesehen werden; „weil sie diese Fähigkeit besitzt, ohne doch eine Energie zu sein, ist Entelechie das nicht-physikalisch-chemische Agens" (p. 182, Bd. II).

Die zweite Haupteigenschaft der Entelechie ist die regulatorische Vermehrung des Grades der Verteilungsverschiedenheit in einem System und zwar tut sie das, indem sie ein System gleich verteilter Möglichkeiten in ein System ungleich verteilter Wirklichkeiten verwandelt.

Wenden wir uns nun zur kritischen Analyse der Entelechielehre und zwar werden wir: 1. die Kennzeichen der Entelechie, besonders „die Unräumlichkeit", das „In den Raum hineinwirken", das primäre Wissen und Wollen; 2. die entelechialen Akte, nämlich die Suspension und die Vermehrung des Grades der Verteilungsverschiedenheit; 3. das Verhältnis der Entelechie zu dem Problem des Ganzen; 4. das Verhältnis der Entelechielehre zu der autonomen Biologie kritisch prüfen.

Wir haben schon aus dem früheren gesehen, dass die Entelechie eine intensive Mannigfaltigkeit ist; ihre Elemente sind weder räumlich nebeneinander, noch zeitlich nacheinander, und wir haben die empirische Richtigkeit dieser Behauptungen bezweifelt, weil so etwas in dem natürlichen Naturgeschehen nicht bekannt ist; es enthält diese Behauptung gar nichts Tatsächliches, Positives, und weiter können wir auch sagen, dass die Entelechie mit solchen Elementen auch das logische Bedürfnis der Evidenz nicht befriedigt, weil sie ein unklarer Begriff ist und unvorstellbare Elemente enthält.

Die Entelechie ist unräumlich, sie wirkt nicht im Raume, sondern sie wirkt in den Raum hinein; sie ist nicht im Raume, im Raume hat sie nur Manifestationsorte" (p. 239, II. Bd.). Nun entstehen die Fragen: 1. Was für einen Unterschied gibt es zwischen dem „Wirken im Raume" und „in den Raum hinein"; 2. kann etwas, was nicht im Raume ist, im Raume wirken, oder — einfacher gesagt —, kann Unräumliches auf das Räumliche wirken?

Die Antwort auf die erste Frage muss negativ ausfallen, denn auch das Wirken „in den Raum hinein" muss in letzter Linie oder im letzten Moment des Wirkens im Raume geschehen und dann wird es Wirken „im Raume" oder wenn man auch den Unterschied aufrecht erhalten will, so ist es ziemlich unklar oder auch sophistisch.

Die Antwort auf die zweite Frage ergibt sich je nach dem Standpunkte, den man in bezug auf die psychophysische Erscheinungsweise einnimmt. Die Anhänger des psychophysischen Parallelismus werden verneinend, dagegen die Anhänger der psychophysischen Kausalität werden bejahend antworten. Stellen wir uns momentan auf den Standpunkt eines vorurteilsfreien Betrachters, so werden wir beobachten, dass, wenn ich eine Bewegung ausführen will, z. B. die Hand ausstrecken, so kann ich auch das wirklich ausführen, vorausgesetzt, dass ich nicht gelähmte Hände habe. Also eine psychische Erscheinung, ein Willensakt, hat zur Folge eine physische Erscheinung, die Streckung der Hand. Nun, wenn man diese Erscheinung nicht weiter analysieren will, kann man annehmen, dass es eine psychophysische Kausalität gibt. Es kann also ein psychischer Akt eine physische Erscheinung zur Folge haben. Psychische Erscheinungen sind unräumlich und demzufolge können unräumliche Erscheinungen auf räumliche wirken. Aber die Entelechie ist nicht psychischer Natur nach Driesch, und jetzt wieder wird das Wirken der Entelechie unbestimmt und unklar. Wenn man das Verhalten der Entelechie zu den physischen Erscheinungen bestimmen will, so kann man sagen, dass es nach Driesch nur eine entelechie-physische Kausalität geben kann, denn psychische Erscheinungen existieren nur in meinem „Ich", aber nicht in der Natur. Driesch muss konsequenterweise die psychophysische Kausalität mit der entelechie-physischen substituieren.

Aber das ist nicht geschehen. Und dann, warum ist Driesch ein Gegner des psycho-physischen Parallelismus? Der Parallelismus kommt doch gar nicht für einen strengidealistischen Philosophen in Betracht. Aber für Driesch deckt sich der Naturfaktor Entelechie in der psychischen Sphäre mit der intrapsychischem Reihe, mit „Ich", denn der direkte Beweis ist die „positive, unpolemische Analyse der unmittelbaren Gegebenheit, welche gleichsam ganz unbefangen, für meinen Körper wenigstens, den Vitalismus beweist und für welche so etwas wie Parallelismus streng genommen eigentlich überhaupt nicht in Frage kommt" (p. 299, II. Bd.). Nun in meinem Bewusstsein bin „Ich" der Faktor, und „Ich" bin der vitale Faktor, und darum deckt sich „Ich" mit der Entelechie; nun ist aber das „Ich" eine eminent psychische Erscheinung und damit hört die Entelechie als ein Naturfaktor auf zu sein. Man kann diesen Widerspruch folgendermaßen formulieren: entweder ist Entelechie ein Naturfaktor und dann entfällt die direkte Rechtfertigung der Entelechie und der direkte Beweis des Vitalismus oder die Entelechie ist und deckt sich mit „Ich" und dann ist sie im Sinne Driesch's kein Naturfaktor.

Der solipsistische, strenge Idealismus von H. Driesch beweist nur, dass „Ich" ein wirkender Faktor der Natur ist, aber keineswegs, dass auch die Entelechie das ist, und darum ist es keineswegs richtig, wenn Driesch sagt: „auf einem gewissen Felde des Wirklichen schließt der Idealismus den Vitalismus ein" (p. 298, II. Bd.). Es ist richtig nur dann, wenn die Entelechie identisch mit „Ich" wäre, aber das ist es nach der eigenen Definition von Driesch nicht.

Dieser Widerspruch besteht entweder tatsächlich oder es verrät den Ursprung des Driesch'schen Vitalismus und zeigt das, was ich schon früher gesagt habe, dass psychische Eigenschaften an der Entelechie haften bleiben und dass die Entelechie ein verstecktes „Ich" ist. Und das ist auch kein Wunder, wenn wir uns daran erinnern, dass der Vitalismus von Driesch seinen Ursprung in der Analyse der Handlung hat. Aber es ist nicht recht verständlich, dass Driesch diesen animistischen und psychologisierenden Zug seines Vitalismus nicht bemerkt. Er sagt an anderer Stelle über den psychologisierenden Vitalismus folgendes: „Ein psychologisierender Vitalismus, nicht gerade erkenntniskritisch einwandfrei auftretend, scheint allmählich zu gewinnen, d. h. ein Vitalismus, der die Lebensphänomene nicht nur nach entfernter, sondern geradezu nach nächster Analogie mit der Handlung des Erfahrung machenden und auf Grund von Erfahrung wissenden und wollenden Menschen betrachtet", und dann weiter: „Ich schicke allen weiteren voraus, dass ich einen psychologisierenden Vitalismus für durchaus unannehmbar halte" (Analyt. und krit. Ergänzungen zur Lehre von Autonomie des Lebens. — Biol. Centralbl. Bd. XXVII, 1907, p. 72).

Und doch, wenn Driesch zu der Analyse der fundamentalen Eigenschaften der Entelechie kommt, sagt er: „Bei der Analyse der fundamentalen Eigenschaften der morphogenetischen, adaptiven und instinktiven Entelechien befinden wir uns in sehr misslicher Lage: denn es muss hier etwas geben, das nicht nur eine Analogie zu Wissen und Wollen im allgemeinen aufweist, wie wir es ja auch für die primären Fähigkeiten annehmen müssen (!), sondern zu dem Wollen spezifischer, noch nicht erfahrener Wirklichkeiten und zu dem Wissen über die spezifischen Mittel, die zu ihrer Erreichung dienen. Wir sind ganz und gar außerstande, ein solches spezifisches, primäres Wissen und Wollen nur im geringsten zu verstehen." Hier befindet sich aber Driesch auf dem Polster dunkler Qualitäten. Spezifisches Wissen und Wollen ohne Erfahrung, d. h. primäres Wissen und Wollen der Entelechien ist eine nicht nur naturwissenschaftlich, sondern auch philosophisch unbewiesene und unbeweisbare willkürliche Annahme. Driesch substituiert eine bekannte oder doch erforschbare Erscheinung mit einer unbekannten und unerforschbaren. Er sagt selbst einmal, dass die Annahme von Primärwissen ein Postulat ist. (Die „Seele" als element. Naturfaktor, p. 96.)

Wenden wir uns zu der Analyse der entelechialen Akte. Die Haupthandlungen oder Wirkungen der Entelechie wären: 1. Das Suspendieren des anorganischen Geschehens und 2. die regulatorische Vermehrung der Verteilungsverschiedenheit.

Die erste Frage, bezüglich des Suspendierens des anorganischen Geschehens, die man aufstellen könnte, wäre: kann eine Suspension des Geschehens, sei es organischen oder anorganischen, ohne Verbrauch von Energie stattfinden? Die Frage kann nach dem heutigen Stande der organischen und anorganischen Wissenschaften ziemlich positiv beantwortet werden und zwar in dem Sinne, dass eine Suspension irgendeines Geschehens ohne Verbrauch von Energie nicht möglich ist.

Driesch weicht diesem Hindernisse so aus, dass er sagt, dass die Entelechie mögliches Geschehen suspendiert und dass die Suspension der Kompensation unkompensierter gekuppelter Intensitätsdifferenzen und die Aufhebung solcher Suspension in der Tat keine Leistungen sind, die irgendeinen Energiebetrag erfordern würden (p. 187, II. Bd.). Nach Driesch ist Entelechie ganz und gar unfähig zum Wegräumen irgendeines „Hindernisses" für aktuelles Geschehen, wie es z. B. bei der Katalyse geschieht; denn solch ein Wegräumen braucht Energie. Entelechie ist aber nicht energetisch.

Diese Leistung ist jedenfalls sehr kritisch und unsicher, denn wenn man auch zugeben würde, dass die Entelechie nur unkompensierte gekuppelte Intensitätsdifferenzen suspendieren kann, so ist das doch auch „eine Leistung", die einen Energiebetrag — er kann

unendlich klein sein —, erfordert. Das Hypothetische an dieser Suspension fühlt Driesch selbst: „unser hypothetischer Akt der Suspension und des Aufhebens der Suspension tatsächlich unkompensierter Potentiale bezieht sich durchaus nicht auf ein Wegschaffen von Hindernissen etc." (p. 187, II. Bd.). Also die ontologische wichtigste Eigenschaft und der bedeutendste Akt der Entelechie ist eine hypothetische Annahme nach dem Worte des Autors. Analysieren wir weiter den Akt der Suspension; Driesch sagt, dass die Entelechie suspendiert, „wenn sie es nötig hat". „Wenn sie es nötig hat," bedeutet offenbar einen Urteilsakt und damit nähert sich Driesch den Psychobiologen und Neolamarckisten (Pauly, Wagner, Francé etc.). Man sieht wieder die psychologische Wurzel der Entelechie.

Was für einen Sinn hat es zu sagen, die Entelechie suspendiert mögliches Geschehen? Nach Driesch selbst sind die Möglichkeiten vorläufige Wissenschaftsobjekte; vom naturwissenschaftlichen, pragmatischen Standpunkte sind die Möglichkeiten keine Wissenschaftsobjekte, denn sie sind nicht erforschbar. Wenn sie erforschbar sind, dann sind sie Wirklichkeiten und dann hören sie auf, Möglichkeiten zu sein. Infolgedessen hat es keinen rechten Sinn, zu sagen, dass die Entelechie mögliches Geschehen suspendiere und ebensowenig, dass sie den Grad der Verteilungsverschiedenheit aus einem System von gleich verteilter Möglichkeiten in ein System von ungleich verteilter Wirklichkeiten vermehre. Die Möglichkeiten erklären das Wirkliche dadurch, dass man das „wirklich" Gewordene in das Mögliche hineinprojiziert; die Möglichkeiten sind einfach Kopien von Wirklichkeiten.

Das Verhältnis der Entelechielehre zu dem Problem des Ganzen ist von größter Wichtigkeit für eine kritische Beurteilung derselben und kann als Prüfstein der ganzen Lehre angesehen werden. Sind doch die Beweise des Vitalismus aus der Fähigkeit des Organismus zur Bildung des Ganzen im Organismus, entweder aus einem Bruchstücke einer ursprünglichen Einheit, z. B. aus einer Blastomere oder aus dem Teile eines ganzen Organismus, wie das ein Ei ist, geschöpft, und gründet sich auch der dritte Beweis nicht auf die Analyse der Handlung, welche nicht eine Summe, sondern ein Ganzes bildet?

Und nun entsteht die Frage, wie erklärt die Entelechie das Ganze in einem Organismus?

Hier stoßen wir sofort auf die Schwierigkeiten. Driesch nimmt mehrere und verschiedene Entelechien an; er nimmt an, dass die verschiedenen Entelechien von einer ursprünglichen Entelechie (Urkeimentelechie nennt Driesch sie in der „Seele") abstammen und dass es sogar eine Rang- und Wertordnung in den Entelechien gibt. Nun ist aber das nichts weiter als eine Verschiebung des Problems;

Driesch macht von Problemen der wirklichen wahrnehmbaren Vorgänge und Strukturen Probleme der Entelechien. Wenn man den Gedankengang von Driesch weiter verfolgen wollte, so könnte man zu dem Schlusse kommen, dass die Entelechie in dieser Hinsicht fast gleichwertig mit Zelle ist. Denn wie ein Ei bezw. Zelle aus einer Urkeimzelle entsteht und aus ihm verschiedene differenzierte Zellen abstammen, so stammen auch aus einer Urkeimentelechie verschiedene, nach Rang- und Wertordnung ungleichwertige Entelechien ab. „Nach Rang- und Wertordnung" ungleichwertig bedeutet eine Differenzierung der Entelechien. Wie differenzieren sich die Entelechien? Wie kann man die Differenzierung der Entelechien erforschen? Verschiedene Energieformen sind erforschbar und die Veränderungen sind in der Formel der Gesetze ausdrückbar, aber bei der Entelechie bezw. Entelechien ist das unmöglich.

Und dann, wenn wir die Akte der Entelechien weiter analysieren, kommen wir zu dem Schluss, dass die Einheitlichkeit der entelechialen Akte ein Problem ist. Wie können verschiedene Entelechien mit verschiedenen Aufgaben doch ein Ganzes bilden? Warum hat die Fähigkeit der Entelechie zur Bildung eines Ganzen eine Grenze; ist das bei einer intensiven Mannigfaltigkeit verständlich?

Das Problem des Ganzen ist eigentlich durch die Aufstellung von mehreren oder vielen Entelechien wieder dort, wo es früher war und die Entelechielehre, die doch das Ganze im Organismus erklären will, ist eigentlich dadurch von dem Autor selbst vernichtet.

Entelechia morphogenetica, Ent. psychoidea mit ihren zwei Abarten, mit der Handlungs- und Instinktentelechie sind in ihrem Verhältnis und ihrer Summe ebenso unfähig, das Ganze im Organismus zu erklären oder verständlicher zu machen, wie das Driesch für eine Maschine oder einen Phonograph behauptet. Driesch sagt, dass die verschiedenen Teile des Gehirns, wie z. B. bei Wirbeltieren die Hemisphären und das Kleinhirn, ihre verschiedenen Arten von Entelechie besitzen. Ist die „Individualität der Zuordnung" bei der Handlung dadurch verständlicher als es früher war? Versteht man den Vorgang mehr, wenn man sagt, die Entelechie benutzt die Elemente? Kann man das nachweisen, dass die Entelechie die Elemente als Mittel benutzt?

Man kann solche Fragen ins Unendliche vermehren, ohne zu einem positiven Resultate zu kommen.

Wie jede teleologische Betrachtung so führt auch die von Driesch zu der anthropomorphistischen Auffassung der organischen Vorgänge. Wenn man vom „Mittel" spricht, so kommt man zu „etwas", was das Mittel benützen muss, und die Benützung muss notwendigerweise in menschenähnlicher Form gedacht werden, denn diese Formen der Benützung kennen wir am besten.

Man kann dieses „Etwas“ benennen, wie man es will, es wird immer psychische Eigenschaften haben, „es“ wird suspendieren das Geschehen, „wenn sie es nötig hat“, „es“ wird den Grad der Verteilungsverschiedenheit vermehren. Jedenfalls haben alle diese Akte sehr viel ähnliches mit der menschlichen Handlung und können auch als gar nichts anderes gedacht werden.

Zum Schlusse möchten wir noch einige Worte über das Verhältnis der autonomen Biologie zu der Entelechielehre und zum Vitalismus sagen.

Wir glauben, dass eine autonome Biologie mit ihrer Eigengesetzlichkeit möglich ist, ohne vitalistisch zu sein. Denn der alte wie der neue Vitalismus reduziert bei eingehender Betrachtung die Lebenserscheinungen entweder auf einen Kraftbegriff oder auf einen animistischen „Seelenbegriff“ (sehr allgemein verstanden). Entelechie ist auch ein animistischer Seelenbegriff. Dagegen ist es möglich — und in der Tat ist es auch — eine Biologie mit selbständigen eigenen Gesetzen zu deuten, ohne ganz mechanistisch zu sein. Die physikalisch-chemische Auffassung ist und wird auch eine biologische Methode bleiben; neben dieser Methode stehen größere Summen von Tatsachen, Erscheinungen, Regeln und Gesetzen, die nicht dieselbe Tendenz haben wie die physikalisch-chemische Methode und die man doch als Lebenserscheinungen und Lebensgesetzlichkeiten anerkennen muss. Die drei Beweise von Driesch sind solche Lebensgesetzlichkeiten, und man braucht doch keine unräumlichen, „in den Raum hinein“ wirkenden, mit primärem Wollen und Wissen ausgestatteten Entelechien, deren Elemente weder räumlich nebeneinander, noch zeitlich nacheinander zusammengesetzt sind und die das anorganische Geschehen suspendieren, wenn sie es nötig haben, und den Grad der Verteilungsverschiedenheit aus einem System von gleich verteilter Möglichkeiten in ein System ungleich verteilter Wirklichkeiten verwandeln und mit allen anderen Eigenschaften, die naturwissenschaftlich nicht erforschbar und nicht beweisbar sind. Wenn die Entelechien ein Produkt der intellektuellen Verarbeitung des Gegebenen sind, so sind sie Produkte, zu deren Annahme die wirklichen Vorgänge nicht drängen und die darum für die Auffassung der Lebenserscheinungen überflüssig sind.

Euborellia moesta Gené, ein Dermapteron, als Räuber von Ameisenlarven auf Sardinien.

Von Dr. Anton Hermann Krausse.

Dass die Forficuliden sich nicht allein „von Pflanzenstoffen, besonders Früchten“ nähren (Claus, Lehrbuch der Zoologie, 1887), ist bekannt. Ja durch das Vertilgen gerade von zahlreichem Ungeziefer machen sie sich dem Menschen günstig bemerkbar, so dem Weinbauer (Molz, Über Beeinflussung der Ohrwürmer und Spinnen

durch das Schwefeln der Weinberge; Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie 1906). Annandale beobachtete, wie Dr. Malcolm Burr (1906) mitteilt, dass *Lapidura riparia* Pallas kleine Schaben und andere Beutetiere mit ihrer Zange zum Munde führte.

Mir selber begegnete auf Sardinien eine Art als Raubtier κατ' ἐξοχήν, und zwar macht diese Art speziell auf Ameisenlarven Jagd. Wie sich zahlreiche andere Tiere, besonders Staphyliniden, den Ameisen mehr oder weniger angeschlossen haben, da hier beständig Beute zu machen ist, so auch dieses Dermapteron. Es handelt sich um die auffällige, schwarze, durch rudimentäre Elytren ausgezeichnete *Euborellia moesta* Gené (früher als *Anisolabis moesta* Gené und dann als *Borellia moesta* Gené bezeichnet). Das Tier ist gemein in ganz Südeuropa und kommt auch in Ostafrika vor (M. Burr, A Synopsis of the Orthoptera of Western Europe, London 1910). Auf Sardinien ist *Euborellia moesta* Gené an vielen Lokalitäten ebenso häufig wie *Forficula auricularia* L.; an manchen Orten freilich habe ich sie gar nicht finden können. Nach M. Burr (l. c.) soll die in Rede stehende Art vorkommen „in dry places", hier bei Asuni auf Sardinien findet sie sich meist unter Steinen, die sehr feucht liegen. (Außer *Euborellia moesta* Gené und *Forficula auricularia* L. kommt hier noch *Labidura riparia* Pallas vor, die letzte Art lebt an den sandigen Flussufern, wo die beiden ersten nicht oder nur sehr selten zu sehen sind; die vierte sardische Art, *Forficula pubescens* Gené habe ich noch nicht gesehen.)

Früher, bei Oristano an der Westküste der Insel, hatte ich schon öfters junge Exemplare der *Euborellia* in Ameisennestern gefunden; ich hielt sie für zufällig dahin gelangte Tiere. Später bei Asuni fand ich auch oft die ausgewachsenen Individuen in den Ameisennestern, sowie am Rande derselben, oft zwei und drei Exemplare in einem Neste. Zalreiche Steine wälzte ich Ende 1910 (Anfang 1911 auf meinen Exkursionen bei Asuni, die besonders dem *Carabus Genei Kraussei* Born und dem blinden *Scotodipnus strictus* Baudi galten) immer wieder fand ich bei den Ameisen die schwarze Forficulide. Oft sitzen die Tiere am Rande des Nestes, oft an einer Stelle des Nestes, die wenig begangen ist von den Ameisen, oft aber auch befinden sie sich mitten im, respektive unter dem Gewimmel, d. h. fast ganz vergraben. Im folgenden einige Tagebuchnotizen, die über die Zahl dieser „Gäste" sowie über die Ameisenart Auskunft geben (die Determination der Forficulide hat mir Herr Dr. scient. Malcolm Burr als richtig bestätigt, die Ameisenbestimmungen verdanke ich Herrn E. Wasmann S. J.).

19. Dez. 1910. 1 *Euborellia* im Neste von *Aphaenogaster testaceopilosa spinosa* Em. (unter einem Steine).

19. Dez. 5 *Euborellien* in allernächster Nähe eines kleinen Nestes (unter einem Steine) von *Tapin. erraticum* Ltr.

19. Dez. 1 *Euborellia* im Neste von *Tetramorium caespitum* L.

20. Dez. 1 *Euborellia* am Rande einer Kolonie von *A. testaceopilosa spinosa* Em. Ich werfe sie zwischen die Ameisen, sie wird heftig angegriffen, vergräbt sichsehr schnell,

20. Dez. 1910. 1 *Euborellia* im Neste (unter einem Steine) der vorhergenannten Ameisenart.
20. Dez. 1 *Euborellia* bei *Tetramorium caespitum* L.
21. Dez. 1 *Euborellia* bei *Messor structor* Ltr.
30. Dez. 2 *Euborellien* bei *Tetramorium caespitum* L.
1. Jan. 1911. 1 *Euborellia* bei *Tapinoma erraticum* Ltr.
1. Jan. 1 *Euborellia* bei *Aphaenogaster testaceopilosa spinosa* Em.
3. Jan. 2 *Euborellien* am Rande eines kleinen Nestes von *Cremastogaster scutellaris* Ol. (zwischen zwei Steinen).
5. Jan. 3 *Euborellien* im Neste von *A. testaceopilosa spinosa* Em.
5. Jan. 2 *Euborellien* bei *Messor structor* Ltr.
6. Jan. 1 *Euborellia* bei *Messor barbarus* L.

Die eben erwähnten Tiere befanden sich auf kaum einem Quadratkilometer. Auch habe ich im Jagdeifer nicht alle Funde notiert. Auffälligerweise sah ich immer nur *Euborellia moesta* Gené, nur einmal, am 21. Dezember 1910, fand ich eine *Forficula auricularia* L. unter demselben Steine, unter dem sich eine Kolonie der *Aphaenogaster testaceopilosa spinosa* Em. befand.

Um mir über das Benehmen der schwarzen Forficulide gegenüber den Ameisen und ihren Larven Gewissheit zu verschaffen, habe ich eine Reihe künstlicher Nester, wie ich sie in der „Naturwissenschaftlichen Wochenschrift“ 1911 beschrieben, eingerichtet. Darüber ebenfalls einige Tagebuchnotizen.

Künstliches Nest Nr. 3; 14.—27. Dezember.

14. Dez. 25 Arbeiter der *Aphaenogaster testaceopilosa spinosa* Em. mit 100 ganz jungen Larven werden 6 h. p. m. mit vielem Nestmaterial (Erde) in das künstliche Nest gebracht. Nachdem sie sich ein wenig beruhigt, setze ich zwei in demselben Ameisenneste gefundene Individuen von *Euborellia moesta* Gené hinzu. 9 h. p. m. Durch das Lampenlicht geraten die Ameisen in Aufregung, einige Arbeiter fahren auf die Euborellien los. $11^1/_2$ h. p. m. Die beiden Euborellien haben sich in die Erde vergraben. Die Ameisen haben ihre Larven an zwei Stellen zusammengetragen.
15. Dez. 8 h. p. m. Eine Forficulide sitzt auf der Erde, an der von den Larvenklumpen entferntesten Stelle des Nestes. Einige Ameisenlarven liegen im Neste vereinzelt da. Die Forficulide betastet ihre nächste Umgebung eingehend mit den Antennen, sie stößt dabei auf eine Larve, diese wird sofort verzehrt, was kaum 25 Sekunden dauert. Nach einer Weile wandert die *Euborellia* einige Zentimeter weiter, sie trifft auf einen kleinen Larvenklumpen, aus sechs ganz jungen, aneinanderklebenden Larven bestehend, sie beginnt sofort zu fressen, nach 1 Minute hat sie drei Larven vertilgt, da wird sie von einer vorbeieilenden Ameise gestört, sie lässt von den Larven ab und gräbt sich sofort in die Erde ein.

16. Dez. 1 h. p. m. Eine *Euborellia* hat die rechte Antenne etwa zur Hälfte verloren. Die Ameisenlarven liegen zerstreut umher; zwei kleben zusammen, die *Euborellia* trifft darauf, in 27 Sekunden sind beide verschlungen; in diesem Falle konnte ich den Fressakt mit der Lupe genau beobachten.

17. Dez. 10 h. p. m. Die Forficuliden sind vergraben. Eine kommt nach etwa $^1/_4$ Stunde hervor. Kampf mit einigen Arbeitern; die *Euborellia* gebraucht eifrig ihre Zange. Nach kurzer Frist hat sie sich vergraben.

Künstliches Nest Nr. 7.

19. Dez. 6 h. p. m. werden zu 80 jungen Larven derselben Art, wie bei dem vorhererwähnten Neste, zwei Euborellien hinzugetan. Eine *Euborellia* beginnt sofort über die Larven herzufallen, lässt aber bald ab, wohl wegen des hellen Lampenlichtes. Nach 5 Minuten jedoch beginnt sie wieder zu fressen und frisst 4 Minuten lang (jede Minute etwa sechs Larven). 6^{10} h. p. m. stelle ich das Nest ins Dunkle. 6^{25} h. p. m. Beide fressen.

20. Dez. 10 h. a. m. sind noch acht Larven übrig! 4 h. p. m. alle Larven sind vertilgt! Außerdem hat das größere Individuum dem kleineren den Kopf abgebissen. — $5^1/_2$ h. p. m. Die Leiche entferne ich; dafür bringe ich 36 junge Ameisenlarven in das Nest, diesesmal Larven einer anderen Art: *Cremastogaster scutellaris* Ol. $8^1/_4$ h. p. m. sind noch 18 Larven übrig; nebenbei bemerkt, die Larven sind etwa 2 mm lang.

21. Dez. 5 h. p. m. sind noch vier Larven übrig. — Jedenfalls beträchtliche Leistungen!

Künstliches Nest Nr. 14.

1. Jan. 9 h. p. m. Zwei Arbeiter von *Aphaenogaster testaceopilosa spinosa* Em. und eine *Euborellia* werden in ein Nest gebracht. Die *Euborellia* frisst die Exkremente ihrer Vorgängerinnen (ebenfalls Euborellien). Feindliche Zusammenstöße. Beide Parteien scheinen sich gegenseitig zu meiden.

3. Jan. Eine der Ameisen ist sehr matt.

5. Jan. Eine Ameise ist tot, der Hinterleib ist abgefressen!

6. Jan. Die andere Ameise ist sehr matt. — Zahlreiche Forficulidenexkremente liegen im Neste.

Künstliches Nest Nr. 15.

1. Jan. 9 h. p. m. Besetzung des Nestes wie bei Nr. 14.

2. Jan. Eine Ameise ist teilweise gelähmt.

3. Jan. Beide Ameisen sind tot. Ein Bein liegt neben einer der Leichen. Das Abdomen der einen ist zu drei Viertel abgefressen; das der anderen etwa zu einem Drittel. Ob die Forficulide die Ameisen getötet hat, ist unsicher; jedenfalls aber frisst sie auch Ameisenkadaver.

6. Jan. Die *Euborellia* ist tot.

Wie schon oben erwähnt, fand ich fast ausschließlich nur *Euborellia moesta* Gené bei den Ameisen, nur sehr selten *Forficula auricularia* L. Dass indes auch die letztgenannte Ameisenlarven nicht verschmäht, davon habe ich mich ebenfalls überzeugt. Auch darüber sei mir erlaubt, einige Tagebuchnotizen anzuführen.

Künstliches Nest Nr. 8.

20. Dez. 50 Larven von *Cremastogaster scutellaris* Ol. und eine *Forficula auricularia* L. werden 6 h. p. m. in ein Nest gebracht, $8^1/_4$ h. p. m. sind noch fünf Larven übrig! $11^1/_2$ h. p. m. sind noch zwei Larven vorhanden.

21. Dez. $5^1/_2$ h. p. m. ist noch eine Larve übrig!

Künstliches Nest Nr. 9.

20. Dez. 6 h. p. m. werden 80 *Cremastogaster*-Larven und zwei Exemplare der *Forficula* in ein Nest gesetzt. $7^1/_2$ h. p. m. sind alle Larven verzehrt!

Bemerkenswert ist, dass sich *Euborellia moesta* Gené lieber auf lockerem Boden (Ackererde) aufhält, während dieses Terrain von der *Forficula auricularia* L. gemieden wird. Das lockere Terrain ist für *Euborellia* insofern günstig, als sie sich schnell in die Erde eingraben kann. Das scheint für sie das beliebteste Mittel zu sein, sich den Angriffen der Ameisen zu entziehen. Wie ich oft beobachtet habe, liebt sie das direkte Zusammentreffen mit den Ameisen nicht, aber auch die Ameisen meiden das Ungeheuer am liebsten. Es liegt abseits auf der Lauer und frisst von den Larvenvorräten, sobald es nicht gestört wird. Dasselbe gilt jedenfalls auch für die Eier und Puppen. Und welche Quantitäten *Euborellia* vertilgen kann, geht deutlich aus den oben angeführten Tagebuchnotizen hervor. — Das Lauern der schwarzen Forficulide vor und in den Ameisennestern, ihr Benehmen den angreifenden Ameisen gegenüber, das Nicht-hastig-entfliehen, sondern das Sich-prompt-eingraben, andererseits die relativ geringe Aufregung der Ameisen, alles das macht ganz den Eindruck, als ob *Euborellia* „dazu gehöre“. Nicht will ich behaupten, dass es sich um gesetzmäßige Synechthrie handele; wir haben hier indes ein Beispiel von beginnender Synechthrie; es ist nicht zu verkennen, dass — wenigstens hier in meiner Gegend, bei Asuni, Sardinien — *Euborellia moesta* Gené sich an die Ameisen hält; gibt es doch hier immer Eier, Larven oder Puppen und im Notfalle Leichen; dass meine schwarze Forficulide Ameisen töte, in dem Verdacht habe ich sie nicht.

Es wäre interessant, wenn an anderen Lokalitäten Beobachtungen an *Euborellia moesta* Gené angestellt würden. Fest steht jedenfalls, dass auch ein Dermapteron in die Zahl der „Ameisengäste“ einzureihen ist.

Asuni, Sardinien, Januar 1911.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen. Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. **1. März 1911.** **№ 5.**

Inhalt: **Zeijlstra**, *Oenothera nanella* de Vries, eine krankhafte Pflanzenart. — **Koch**, Über die Geschlechtsbildung und den Gonochorismus von *Hydra fusca*. — **Moroff**, Über die Entwickelung des Facettenauges der Crustaceen. — **Blochmann**, Ist der Pecten des Vogelauges ein Sinnesorgan? — Bütschli, Vorlesungen über vergleichende Anatomie. — Hertwig, Die Elemente der Entwickelungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. — Kruse, Allgemeine Mikrobiologie.

Oenothera nanella de Vries[1]), eine krankhafte Pflanzenart.

Von H. H. Zeijlstra Fzn. (Harlem).

I.

Zwergvarietäten sind von zahlreichen Pflanzenarten bekannt, und weil als Zierpflanzen beliebt, auch vielfach gezüchtet. Meistens sind sie nur in einem Merkmale, in der Größe, von der Hauptform verschieden, weshalb der Systematiker sie als Varietäten betrachtet.

Im Versuchsgarten des Amsterdamer Hortus botanicus bekam Hugo de Vries schon im Anfang seiner Kulturen von *Oenothera Lamarckiana* Ser. im Jahre 1888 Zwerge dieser Pflanzenart, also *Oenothera Lamarckiana nana*. De Vries bevorzugt, weil diese Zwerge betreffs der Samenbeständigkeit sich völlig als elementare Arten verhalten, den Namen *Oenothera nanella*[2]).

Auch in anderer Hinsicht, meinte de Vries, seien Gründe anzuführen für die Auffassung der *Oenothera nanella* als eine elemen-

1) Hugo de Vries. Die Mutationstheorie, Bd. I, S. 165.

2) Der Name *Oenothera nana* wurde von Grisebach schon einer Art aus Argentinien verliehen.

tare Art. Diese Pflanze sei nicht nur durch ihre geringere Größe, sondern auch durch eine ganze Reihe von Eigenschaften von *Oenothera Lamarckiana* verschieden; in keinem Alter könne man sie etwa mit schwachen Exemplaren der Mutterart verwechseln.

Einige Jahre später, in 1905, wurden aber in den Kulturen der Zwerge Pflanzen gefunden, deren Seitenstengel völlig mit denen von *Oenothera Lamarckiana* übereinstimmten. Es ging daraus hervor, dass die ursprüngliche Diagnose von *Oenothera nanella* auf Beobachtung abnormer Pflanzen beruhte und dass die normale *Nanella* eine echte Zwergart ist, nur in der Größe von der Stammart *Oenothera Lamarckiana* verschieden.

II. Beschreibung der beiden Formen von *Oenothera nanella.*

Wir werden jetzt die Differenzen zwischen beiden Formen betrachten.

Oenothera nanella ist eine ein- oder zweijährige Pflanze. Im letzteren Falle überwintert sie mit einer Rosette von Wurzelblättern.

Die abnormen Keimpflanzen sind schon am ersten Laubblatte von denen der *Oenothera Lamarckiana* unterscheidbar. Dieses Blatt hat, ebenso wie das zweite, eine breitere Basis und einen viel kürzeren Blattstiel. Schon in der Keimschüssel fallen daher die Exemplare von *Oenothera nanella* auf.

Die folgenden 2—4 Blätter sind dagegen ganz wie *Lamarckiana*-Blätter, mit langen Stielen und schmalen Spreiten. De Vries betrachtete das Auftreten dieser „Fahnenblätter" als Atavismus, wie z. B. bei den Akazien, wo die phyllodientragenden Arten in ihren Keimpflanzen die Abstammung von Arten mit gefiederten Spreiten verraten. Hier jedoch sind die Vorfahren nicht nur theoretisch abzuleiten, sondern durch direkte Beobachtung bekannt.

In diesem „Fahnenalter" entscheidet sich oft schon, ob die Pflanze ein- oder zweijährig werden soll. Im ersteren Falle fängt jetzt schon die Bildung des Stammes an; am unteren Teile desselben findet man gleichgestaltete längliche Blätter wie die Fahnenblätter. Meistens aber entwickeln sich bis im Monat Juni Wurzelblätter, bevor die Ausbildung des Stengels anhebt; diese Wurzelblätter sind dann wiederum sehr breit, oft fast gleichseitig dreieckig.

Wird die Pflanze zweijährig, so entwickelt sie bis zum Ende des ersten Sommers Blätter von dieser Gestalt und überwintert als Zwergrosette; die Blätter sind ungefähr vierfach kürzer als die der *Oenothera Lamarckiana.*

Die Rosette der normalen *Oenothera nanella* ist bis jetzt unbekannt, wahrscheinlich hat man sie immer als eine *Lamarckiana* betrachtet, weil sie wohl, abgesehen von der Größe, in morphologischer

Hinsicht einer *Lamarckiana*-Rosette gleich ist. Wir können also nur die aufrechten Stengel miteinander vergleichen[3]).

Stengel. Die Stengel der abnormen sowie der normalen Pflanzen haben im erwachsenen Zustande ungefähr gleiche Länge. Beide erreichen nur ein Viertel der Höhe von *Oenothera Lamarckiana* (30—45 cm).

Die normalen Stengel jedoch sind viel schlanker als die abnormalen. Ihre Internodien sind um vieles länger und dabei dünner.

Blatt. Das normale Blatt von *Oenothera nanella* ist länglich, langgestielt, mit am Blattstiel herablaufendem Fuße, ganz wie das Blatt der *Lamarckiana*; auch sind die Blätter ziemlich flach. Bei der abnormen Form dagegen ist das Blatt stark gekräuselt; fast rechteckig am Fuße abgeschnitten, und dadurch mehr oder weniger dreieckig. Der Blattstiel ist sehr kurz und dabei spröde. Nur die unteren Blätter der Stengel sind oft etwas mehr länglich.

Der kurzen Internodien wegen sitzen die Blätter der abnormen Pflanzen dicht aneinander; dadurch bekommt diese Form einen ausgeprägt gedrungenen Charakter.

Blüte. Die Blüten der normalen Stengel sind ungefähr ebenso groß wie diejenigen der *Oenothera Lamarckiana*. Bei den abnormalen Individuen sind die Blüten der zweijährigen Pflanzen kaum kleiner, aber jene der einjährigen, welche im allgemeinen schwächer sind, wesentlich von geringeren Dimensionen.

Oenothera nanella fängt oft schon zu blühen an, wenn der Stamm nur 10—15 cm hoch ist. Vielfach zeigen die Blüten in diesem Falle Missbildungen. Bisweilen fehlt der Blütenstaub; ziemlich oft können die Narben sich nicht öffnen, sondern bleiben zu einem vierseitig-konischen Gebilde zusammengeklebt, das vor der Bestäubung schon verkümmert. Bisweilen ist der Griffel so kurz, dass er kaum aus der Blütenröhre hervorragt.

Oft findet man an den abnormen Pflanzen Blütenknospen, deren obere Teile in schiefem Stande auf den Kelchröhren stehen. Die Kelchzipfel und die Kronenblätter sind dann in der Knospe am Grunde gebogen. Das Öffnen des Kelches wird dadurch sehr erschwert. Die Blumenblätter entfalten sich unvollständig und die Geschlechtsteile sind meistens mehr oder weniger steril.

Diese Abweichungen findet man vorwiegend bei den schwächeren einjährigen Pflanzen.

---

3) Eine Abbildung einer Pflanze von *Oenothera nanella* de Vries mit den zweierlei Stengeln findet man in: H. H. Zeijlstra Fzn.: „Over de oorzaak der dimorphie bij *Oenothera nanella*", Koninkl. Akademie v. Wetensch., Amsterdam, Dl. XIX; Verslag van de gewone vergadering van 24 December 1910 („On the cause of dimorphism in *Oenothera nanella*", Proceedings Royal Academy, Amsterdam, Vol. XIII).

Frucht. Die Frucht der abnormen *Oenothera nanella* hat annähernd dieselbe Größe wie diejenige der *Oenothera Lamarckiana*. Die Früchte der normalen Stengel zur Reife zu bringen ist aber bis jetzt nicht gelungen.

Es gibt also eine ganze Reihe von Differenzen zwischen den abnormalen und den normalen Individuen von *Oenothera nanella*, wobei erstere charakterisiert sind durch kurze, dicke Internodien, kurzgestielte, breite, gekräuselte Blätter und vielfach misslungene Blüten.

III. Das Auftreten der beiden Formen.

In den anfänglichen Kulturen von de Vries trat fast ausnahmslos die abnorme Form auf. Die normale *Oenothera nanella* wurde erst 17 Jahre später entdeckt. Vielleicht ist sie schon früher aufgetreten, jedoch übersehen worden; jedenfalls muss sie aber stets sehr selten gewesen sein.

Ganz normale Pflanzen gibt es vielleicht gar nicht. Die bekannten Exemplare waren meistens anfangs abnormal, entwickelten aber nach dem Absterben der ersten Stengel neue, langgliederige Zweige vom normalen Typus. Weil diese erst im Hochsommer entstanden, reichte die Zeit nicht mehr zur völligen Fruchtreife aus und demzufolge stammen bis jetzt alle Samen von abnormen Pflanzen ab.

O. nanella, die abnorme Form, ist in den Kulturen auf 80000 Pflanzen ungefähr 400mal durch Mutation entstanden, sowohl aus der Stammart *O. Lamarckiana* als auch aus *O. laevifolia*, *O. scintillans*, *O. leptocarpa* und aus Kreuzungen von *O. Lamarckiana* mit den neuen Arten.

Anfangs wurde die Identität der *O. nanella* im zweiten Jahre festgestellt, aber später schon im „Fahnenalter", in den Keimschüsseln, wobei eine große Anzahl Individuen geprüft werden konnte. Vielleicht sind dabei die normalen *Nanella* als *Lamarckiana* betrachtet worden und für weitere Versuche demzufolge immer nur die abnormalen Individuen und ihre Nachkommen beibehalten.

De Vries bemühte sich sehr, die Samenbeständigkeit der *O. nanella* zu prüfen. Aus diesen Versuchen lernen wir jetzt, dass wenigstens die Nachkommen der abnormen Pflanzen selbst auch wieder abnorm sind.

Im Jahre 1893 befruchtete de Vries einige *O. nanella*, die schon der dritten Generation aus den Mutanten des Jahres 1888 angehörten, mit ihrem eigenen Pollen, in Pergaminbeuteln, und bekam im folgenden Jahre 440 Pflanzen, welche alle den Zwergtypus führten.

1895 befruchtete er 20 *Nanella*, im selbigen Jahre in den Kulturen als Mutanten aufgetreten. Zusammen lieferten diese *Nanella*,

deren Samen gesondert gesät wurden, 2463 Keimpflanzen, welche sämtlich dem (abnormen) *Nanella*-Typus angehörten.

Im folgenden Jahre lieferten 38 Pflanzen 18649 Nachkommen, wiederum ausnahmslos Zwerge. Nur trat gleichzeitig Mutation auf, und zwar so, dass drei der Zwerge die *Oblonga*- und eins die *Elliptica*-Merkmale besaßen.

Diese Versuche lehren, dass wenigstens die Nachkommen einer abnormen Pflanze praktisch alle abnorm sind (die jetzt bekannten normalen Stengel stammen auch von abnormen Pflanzen her!).

Ob normale Pflanzen einen großen Gehalt normaler Nachkommen besitzen werden, konnte bis jetzt leider wegen Mangel an Samen nicht geprüft werden.

IV. Die Ursache der Abnormität von *Oenothera nanella*.

Oenothera nanella de Vries zeigt sich also in zwei Formen, deren eine als die wahre Art, die andere als eine abnorme Pflanze betrachtet werden soll.

Genaue Beobachtung des Betragens der abnormen Form lehrt uns, dass diese Abweichungen nicht eine äußere Ursache haben, sondern die Folgen einer Krankheit sind.

Wir haben oben schon gesehen, dass die Blütenknospen oft stark deformiert sind, so dass sie sich nur schwer öffnen können. Dieselben Pflanzen, deren erste Blumen solche Missbildungen zeigen, bringen oft später normale Blüten hervor. De Vries sagt dazu[4]): „Wächst die *Nanella* durch diese Periode (der deformierten Blütenknospen) hindurch und wird sie dabei auffallend kräftiger, so bildet sich nach einer kürzeren oder längeren blütenlosen Zwischenstrecke in der Traube meist eine volle und schöne Krone großer Blumen aus. Diese erhebt sich auf dem dürren, wenig beblätterten blütenlosen Stengelteil hoch über die untere Hälfte der Infloreszenz empor. Aber bei weitem nicht alle Individuen werden hinreichend stark, um solches zu erreichen."

In der Jugend empfindet die Pflanze also einen Widerstand, durch welchen die normale Entwickelung stark gehemmt wird, und es entstehen deformierte Blätter und Blüten. Meistens kann die Pflanze diesen Widerstand nicht überwinden; gelingt dieses aber, so entsteht ein weniger abnormaler Stengelteil mit normalen Blüten.

Wäre die Dimorphie der *O. nanella* von äußeren Ursachen bedingt, so würde eine Erklärung des Entstehens der normalen Blüten sehr erschwert werden.

V. Anatomische Untersuchungen des kranken Stengels.

Auf Querschnitten des kranken Stengels fallen dunkle Massen auf, welche hier und dort die Stengelelemente ausfüllen. Selten

4) l. c. S. 268.

zeigt mehr als ein Achtel eines Querschnittes diese Ausfüllung. Am stärksten findet man sie im sekundären Holze, dessen Inhalt intensiv schwarz erscheint, während in den anderen Elementen, z. B. denen der Rinde oder des Markes, die Füllung gewöhnlich viel dünner ist.

Im Stengel findet man in allen Teilen die genannte Ausfüllung. Die gefüllten Elemente liegen kettenartig beisammen, als Zellkomplexe, welche eine mehr oder weniger große Ausdehnung besitzen. Fertigt man einige aufeinanderfolgende Schnitte einer schwarzen Stelle an, so bemerkt man, dass diese bald in den folgenden Schnitten kleiner wird und zuletzt ganz verschwindet. Auch in der Längsrichtung des Stengels sind also die betreffenden Gewebspartien nur von beschränkter Ausdehnung.

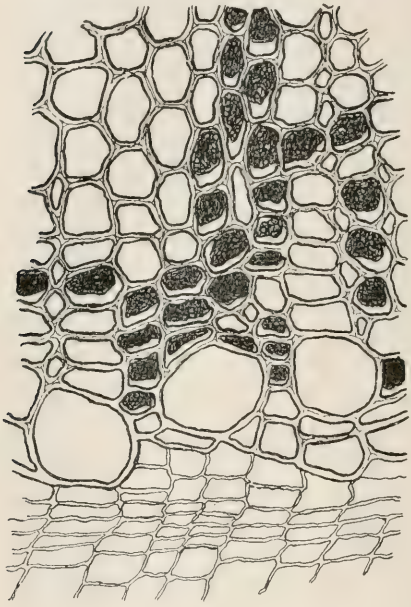


Fig. 1.

Fig. 1 zeigt einen Querschnitt des sekundären Holzes eines Stengels in der Nähe des Kambiums. Die Holzfasern sind fast ganz von der schwarzen Masse ausgefüllt und weil die vieleckige Form derselben mit der Form des Zelllumens übereinstimmt, hat offenbar im Leben die Masse die Fasern völlig ausgefüllt.

Fig. 2 ist eine Abbildung des ältesten sekundären Holzes. Bisweilen hat dieses bei *O. nanella* stellenweise viel stärker verdickte Wände als das übrige Holz. Auch hier hat sich wieder die schwarze Masse von den Wänden zurückgezogen.

In den Holzgefäßen ist gewöhnlich die Masse nur als Segment, an der Wand liegend, anzutreffen. In den übrigen Stengelelementen findet man den schwarzen Stoff spärlicher, wie z. B. in den Markzellen, im Kambium, und im, nur wenige Zellen mehr auswärts liegenden, tief in der Rinde entstehenden Phellogen. Auch in den Rindenelementen und in den Epidermiszellen zeigen sich oft die schwarzen Massen.

Auf Längsschnitten bekommt man nur schwierig gute Bilder, weil beim Präparieren die Masse bald aus den geöffneten Zellen herausgespült wird. In Fig. 3 sieht man einige Markstrahlzellen im radiären Schnitte. Auch hier ist wieder das Vorkommen in benachbarten Zellen auffallend.

Fig. 4 und 5 beziehen sich auf die Wurzel der *O. nanella*. Hier liegt das Phellogen der Rindenoberfläche näher.

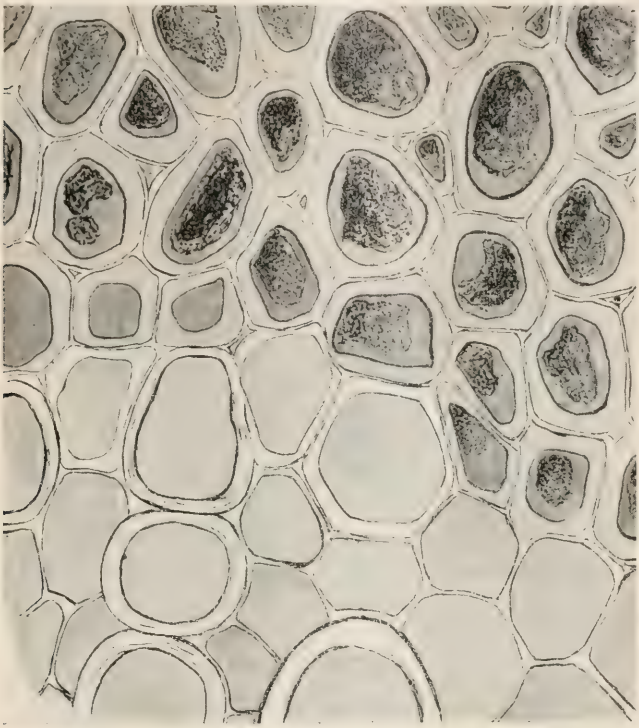


Fig. 2.

Fig. 4 stellt einen Querschnitt dieses Phellogens nebst dem Phelloderm und den jungen Korkzellen vor. Jede einzelne Zelle führt den schwarzen Stoff.

Fig. 5 gibt das Bild einer Holzgefäßpartie des sekundären Gewebes. In der Wurzel ist fast das ganze sekundäre Xylem unverholzt, parenchymatisch, und nur hier und da findet man Gefäßgruppen. Die Abbildung zeigt, dass auch diese Gefäße und die sie umgebenden Zellen ge-

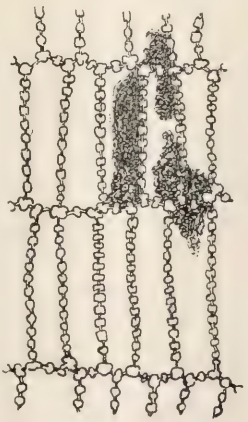


Fig. 3.

legentlich reichlich ausgefüllt sind.

Für das nähere Studium dieses schwarzen Körpers bedarf man starker Vergrößerungen. Mittelst solcher löst sich die Füllung in eine Menge kreisrunder schwarzer Punkte auf, die sich offenbar in einer gallertartigen Masse befinden. Am besten kann man dieses dort

beobachten, wo beim Schneiden der Inhalt der zerschnittenen Zellen sich über dem Präparate verbreitet hat. Zwischen isolierten Punkten bemerkt man zahlreiche Punktpaare oder auch viereckig angeordnete Punkte; jeder Punkt oder jede Punktgruppe ist von einer hellen Zone umgeben.

Offenbar sind diese Punkte Organismen und zwar Bakterien aus dem Genus: *Micrococcus*. In Form und Größe stimmen sie mit den Mikrokokken des Zahnschleimes überein; nur sind sie meistens viel dunkler als die letzteren.

Die Gallerte, in welcher die Bakterien sich finden, ist wahrscheinlich eine Zoogloea des *Micrococcus*.

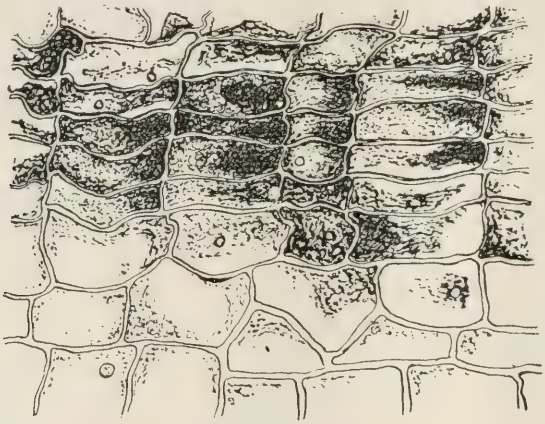


Fig. 4.

Außer diesen *Micrococcus* ist kein Organismus parasitischer Natur in den Geweben der *O. nanella* angetroffen worden. Es ist also wahrscheinlich, dass der *Micrococcus* der Krankheitserreger ist und die Ursache der Missbildungen der *O. nanella*.

Zwar ist der strenge Beweis noch nicht geliefert, denn für Infektionsversuche braucht man offenbar normale Pflanzen und diese stehen bis jetzt nur ausnahmsweise zur Verfügung. Einerseits aber das krankhafte Benehmen der Pflanze, andererseits das Vorkommen eines Mikroorganismus in ihren Geweben, bringen uns zu der Annahme eines Zusammenhanges zwischen *Nanella* und *Micrococcus*.

Der Organismus ist stellenweise im Körper der *Nanella* verbreitet. Es wäre möglich, dass jede Stelle die Folge einer gesonderten Infektion sei, aber wahrscheinlicher ist es wohl, dass die ganze *Micrococcus*-Kolonie eines Individuums in der Keimpflanze zusammenhing, jedoch später durch das Wachstum der *Nanella* zerrissen wurde.

Dieses schnelle Wachstum ermöglicht es der Pflanze wohl, bisweilen auch den Angriff des Parasiten zu überwinden, wie wir dieses im Anfange beschrieben haben.

Die bis jetzt bekannten Individuen von *O. nanella* de Vries, sowohl die durch Mutation entstandenen Exemplare als ihre Nachkommen, waren ausnahmslos krank. Nur wenige normale Stengel wurden auf viele Tausend kranker Pflanzen aufgefunden. Mit Gewissheit ist keine einzige in allen Organen normale Pflanze beobachtet worden. Man darf also diese Art in ihrem ganzen bekannten Individuenumfang eine krankhafte Art nennen. Vielleicht entstehen durch Mutation neben den kranken auch gesunde Pflänzchen, jedoch bei dem bis jetzt befolgten Verfahren hat man diese nicht zu erkennen vermocht. Jedenfalls ist diese Krankheit im höchsten Grade erblich, sei es, dass der Erreger schon in der Frucht

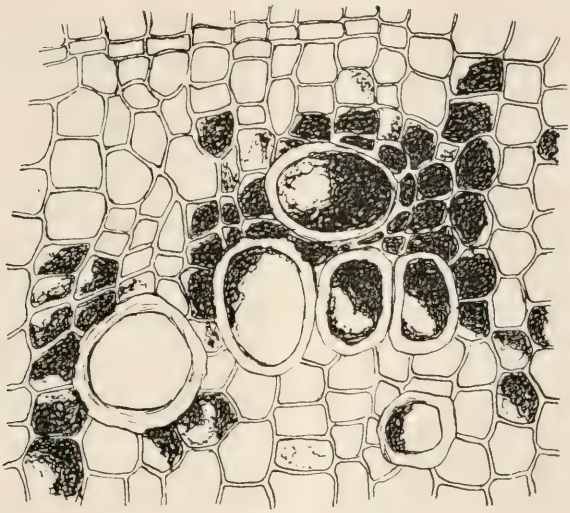


Fig. 5.

den Samen infiziert oder dass die Nachkommenschaft der kranken Pflanzen für die Krankheit empfindlicher ist. Vielleicht wäre eine Lösung einiger dieser Fragen schon zu erwarten, wenn es gelingen sollte, reife Samen von normalen Stengeln zu bekommen; es wäre möglich, dass die daraus entstehenden Pflanzen nicht alle krank wären. Aber das späte Blühen dieser Stengel bietet auch hier eine große Schwierigkeit, die bis jetzt noch nicht überwunden werden konnte.

Figurenerklärung.

Fig. 1. *Oenothera nanella*; Querschnitt durch das sekundäre Holz des Stengels in der Nähe des Kambiums. Die Holzfasern mit *Micrococcus* ausgefüllt (× 655).

Fig. 2. *Oenothera nanella*; Querschnitt durch das sekundäre Holz des Stengels in der Nähe des primären Holzes. Die dickwandigen Holzfasern mit *Micrococcus* ausgefüllt (× 2050).

Fig. 3. *Oenothera nanella*; Radiärschnitt durch den Stengel; einige Markstrahlelemente mit *Micrococcus* (× 383).

Fig. 4. *Oenothera nanella*; Querschnitt der Wurzel; *Micrococcus* im Phellogen und den umgebenden Geweben (× 593).

Fig. 5. *Oenothera nanella*; Querschnitt der Wurzel; Gruppe von Holzgefäßen des sekundären Gewebes mit *Micrococcus* (× 515).

Über die Geschlechtsbildung und den Gonochorismus von Hydra fusca.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von Wilhelm Koch.

(Aus dem zoologischen Institut in München.)

Am Münchener zoologischen Institut entstanden in den letzten Jahren mehrere Arbeiten, die uns über die Biologie der Süßwasserpolypen, vor allem die Knospung, die Geschlechtsbildung und die Depressionserscheinungen, viele Aufklärungen gebracht haben. Die erste Arbeit stammt von Hertwig selbst, der im Winter 1904—1905 *Hydra fusca* auf Knospung und Geschlechtsentwickelung hin untersuchte. Was zunächst die Knospung anlangt, so fand Hertwig, dass die Knospen weder an beliebigen Stellen des Körpers entstehen, noch dass sie auf eine bestimmte Knospungszone beschränkt sind, wie frühere Autoren beobachtet zu haben glaubten, sondern dass ein ganz gesetzmäßiger Rhythmus der Knospung existiert: die erste Knospe entsteht nahe der Grenze von Stiel und Magen am Magenteil des Tieres, jede weitere steht etwas höher und zwar in einem Winkel von einigen Graden über 120 von der vorhergehenden. Wenn man sich also die Fußpunkte der einzelnen Knospen durch eine Linie verbunden denkt, so würde diese Linie spiralförmig um das Eltertier verlaufen.

Diesen Rhythmus, den Hertwig für die Knospenbildung fand, konnte er ferner auch für die Entstehung der Eier feststellen. Hört die Knospung auf und beginnt die Eibildung, so „entsteht das erste Ei an der Stelle, an welcher, sofern die Knospung weiter gegangen wäre, die nächste Knospe sich gebildet haben würde." Die Eibildung geht indes nicht in diesem Rhythmus weiter, sondern das zweite Ei liegt zwar wiederum etwas höher als das vorhergehende, aber etwa um einen Winkel von 180° von ihm getrennt. Hertwig hält es auch für verfehlt, daraus etwa auf eine Homologie von Ei und Knospe zu schließen, die Eier als den Knospen homologe Gebilde aufzufassen. Der Entstehungsrhythmus des Eies lässt seiner Meinung nach nur eine physiologische Erklärung zu: Das Ei braucht zu seiner Ausbildung etwa ebensoviel Nahrung wie eine Knospe und entsteht deshalb in bestimmtem Abstand von ihr, ebenso wie eine Knospe von der anderen. Die bedeutend kleineren Hodenbläschen dagegen müssen den Rhythmus nicht unbedingt einhalten, da sie viel weniger Nahrung zu ihrer Ausbildung brauchen als ein Ei.

Die Hodenbildung kann am ganzen Magen der Tiere erfolgen. Sie ist, wie Hertwig feststellte, stets abhängig von der Temperatur und zwar regelmäßig Folge der Temperaturerniedrigung. Weder Futter- noch Hungerkulturen blieben in Kälte steril, sondern alle Kältetiere bildeten Hodenbläschen. Hertwig bestreitet also ausdrücklich den Einfluss des Hungers auf die Ausbildung von Geschlechtsprodukten, wie er schon damals von Nussbaum behauptet wurde und auf den ich später noch ausführlich zu sprechen kommen werde.

Endlich geht Hertwig noch auf seine Beobachtungen über die Depression ein und auf den Zusammenhang zwischen Depression und Geschlechtsbildung. Von Calkins war die Bezeichnung „Depression" für besondere Erscheinungen bei Protozoen eingeführt. Er verstand unter ihr den in Protozoenkulturen periodisch auftretenden völligen Stillstand der Lebensfunktionen: Nahrungsaufnahme, Assimilation und Teilung. Ähnliche Erscheinungen, wie sie von Calkins und Hertwig für Protozoen beschrieben waren, konnte Hertwig nun auch an *Hydra* beobachten und er führte deshalb die Bezeichnung „Depression" von den Protozoen auf die Metazoen über. Auch bei *Hydra* treten Perioden auf, in denen die Nahrungsaufnahme, Assimilation und Knospung ins Stocken kommen. Vor allem beobachtete Hertwig diese Depressionen an Tieren, die in Kälte gestellt wurden und zur Geschlechtsproduktion übergingen, und kam zu dem Schluss, dass bei *Hydra* wahrscheinlich „partielle Depressionen" vorkommen, in denen Entoderm und Ektoderm „durch die kombinierte Wirkung lang fortgesetzter Kulturen und dazu hinzutretender Temperaturabnahme" in Depression versetzt werden, während die interstitiellen Zellen „zu gesteigerter Tätigkeit veranlasst" werden.

Nach Hertwig untersuchte sein Schüler Krapfenbauer die „Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von *Hydra*". Auch er bekam regelmäßig in seinen Kulturen in Kälte Hodenbildung, sowohl in Futter- wie in Hungerkulturen. Ja, er hebt sogar als besonderes Resultat hervor, „dass bereits längere Zeit hungernde Tiere weder Sexualorgane noch Knospen hervorbringen, weil ihnen eben das zum Aufbau nötige Material fehlt". Zu dem Verhältnis von Depression und geschlechtlicher Fortpflanzung äußert er sich, indem er sagt, dass „stets der Bildung von Geschlechtsprodukten eine auffallende Veränderung bei dem Tiere vorausging, ein Stillstand der Nahrungsaufnahme, depressionenähnliche Erscheinungen, welche die ungeschlechtliche Vermehrung herabsetzten".

Über die Depressionserscheinungen und geschlechtliche Fortpflanzung bei *Hydra* wurden etwa 2 Jahre später von einem anderen Schüler Hertwig's, E. Frischholz, eingehende Unter-

suchungen angestellt. Frischholz arbeitete an *Hydra fusca* und *Hydra grisea* und stellte vor allem fest, dass *fusca* bei ca. 10°, *grisea* bei ca. 20° geschlechtsreif wird, dass die Entstehung von Geschlechtsprodukten also bei beiden Spezies an ganz bestimmte „Temperaturoptima" geknüpft und von ihnen abhängig sei. Auch in seinen *fusca*-Kulturen trat regelmäßig in Kälte Hodenbildung ein, so dass er, wie schon vor ihm Hertwig und Krapfenbauer, annahm, dass *fusca* getrenntgeschlechtlich sei. Da aber schon in seinen ersten Kulturen die von Hertwig beschriebenen Depressionserscheinungen auftraten, legte er auf die genaue Untersuchung derselben das Hauptgewicht und beobachtete sowohl den Verlauf der Depression am einzelnen Tier wie auch die Existenzbedingungen, die den Eintritt einer Depression verursachen. Die Depression bei *Hydra* äußert sich nun nach Frischholz folgendermaßen: zunächst verweigern die Tiere die Nahrungsaufnahme und die Tentakel verkürzen sich auf etwa die halbe Körperlänge (= schwache Depression). „Schreitet die Depression weiter vorwärts, dann werden die Tentakeln bis auf $^1/_2$—1 mm verkürzt und stehen starr stäbchenförmig oder auch verkrümmt vom Körper ab (= mittlere Depression). Weiterhin werden die Tentakeln gänzlich oder zu stumpfen kurzen Höckern reduziert; der Körper ist stark kontrahiert, keulenförmig oder schlauchförmig; die Tiere verlieren die Fähigkeit zum Anheften, sie liegen frei am Boden (= starke Depression). Endlich erscheinen die Hydren nur mehr als kugelige oder ovale Klümpchen, meist schon mit beginnendem Zerfall (= hochgradige Depression)."

Die Depressionserscheinungen treten ganz periodisch auf. Als auslösende Faktoren kommen vor allem anhaltende Fütterung, das plötzliche Umsetzen der Kulturen in Kälte oder Wärme, und die plötzliche Fütterung nach längerer Hungerperiode in Betracht. Schwächere Depressionen können wieder beseitigt werden durch Durchlüftung der Kulturen, also künstliche Sauerstoffzufuhr, dagegen gehen die Tiere, die sich in starker oder hochgradiger Depression befinden, meist zugrunde.

Endlich suchte Frischholz auch nach einem Zusammenhang zwischen Depression und geschlechtlicher Fortpflanzung, wie er von Hertwig und Krapfenbauer angegeben war, konnte aber keine einigermaßen regelmäßigen Beziehungen erkennen.

Ich habe versucht, bis hierher einen kurzen Überblick zu geben über die *Hydra*-Arbeiten, die in den letzten Jahren von Hertwig und seinen Schülern angefertigt wurden, und zwar deshalb, weil kurz nach der Frischholz'schen Arbeit im Jahre 1909 eine andere umfangreiche Untersuchung von Nussbaum erschien, die die bisher besprochenen Arbeiten der Münchener Schule widerlegen sollte. Nussbaum veröffentlichte in seiner Arbeit seine Untersuchungen

der Jahre 1891—1897, über die er früher nur in vorläufigen Mitteilungen, in den Sitzungsberichten der Niederrheinischen Gesellschaft (1892 und 1907) und im Biolog. Centralblatt (1907) kurz berichtete. Er hatte in diesen Jahren fast ausschließlich an *Hydra grisea*, nur zum kleinsten Teile an *fusca* Beobachtungen angestellt, aber stets gefunden, dass sowohl *Hydra grisea* wie *fusca* infolge des Hungers geschlechtsreif würden und dass die Temperatur keinen oder nur geringen Einfluss auf die Entwickelung von Geschlechtsprodukten habe. Im einzelnen auf die Arbeit einzugehen, halte ich nicht für nötig; es genügt, wenn ich sage, dass sie die Beschreibung der von Nussbaum geführten Kulturen enthält, aus denen stets das Resultat hervorging, dass Unterbrechung der Fütterung Entwickelung von Hoden oder Eiern zur Folge hatte.

Die Nussbaum'sche Arbeit war Ursache, dass Herr Geheimrat von Hertwig mich im Oktober des Jahres 1909 beauftragte, noch einmal genau den Einfluss der Fütterung und der Temperatur auf die Entwickelung von Geschlechtsprodukten nachzuprüfen. Ich möchte deshalb hier zusammenfassend meine Resultate angeben und, was Einzelheiten betrifft, auf meine demnächst erscheinende Arbeit verweisen.

Wie ich bereits angab, hatten sowohl Hertwig wie auch Krapfenbauer und Frischholz in ihren Kulturen stets Hodenentwickelung beobachtet, aber nie in der Kälte auch weibliche Kulturen erhalten. Sie konnten deshalb nicht mit Bestimmtheit entscheiden, ob *Hydra fusca* getrenntgeschlechtlich sei, da ja die Möglichkeit bestand, dass vielleicht eine andere Art der Kulturführung die Eibildung veranlassen würde. Es war deshalb auch von vornherein meine Absicht, die Frage nach dem Gonochorismus der *H. fusca* mit zu untersuchen.

Ich verfuhr nun bei meinen Untersuchungen in folgender Weise: von einem Tier wurde durch Knospung eine Massenkultur herangezüchtet und diese geteilt: einen Teil ließ ich in Zimmertemperatur (Zi-T), einen anderen stellte ich in Kälte; ferner wurden stets Futter- und Hungerkulturen parallel gehalten. Indem ich also immer Kontrollkulturen führte, konnte ich den Einfluss der verschiedenen Existenzbedingungen auf die Entwickelung von Geschlechtsprodukten leicht feststellen. Ich will mich darauf beschränken, hier eine meiner Tabellen (s. S. 142) anzugeben, die die Art der Kulturführung erklären möge:

Es wurde also seit 22. August 1910 ein Tier in Zimmertemperatur gefüttert, bis am 26. September über 200 Tiere in der Kultur waren. Von dieser Kultur, die in Zimmertemperatur trotz wiederholt unterbrochener Fütterung stets steril blieb und im November 480 Tiere enthielt, wurden zwei Abzweigungen gemacht, von denen

Tabelle III.

Datum	Kultur Nr. 24	Kultur Nr. 24a	Kultur Nr. 24b
22. Aug. 1910	eine *fusca* in Zi-T gefüttert		
26. Sept. „	über 200 Tiere		
28. „ „	50 Tiere als Nr. 24a, 50 Tiere als Nr. 24b isol.	50 Tiere isoliert	50 Tiere isoliert
29. „ „	↓	in Kälte gefüttert	in Kälte ohne Futter
10. Okt. „	↓		Hodenanlagen zu sehen
12. „ „	↓	Hodenanlagen zu sehen	
17. „ „	↓	Hoden an allen Tieren	Hoden an allen Tieren
27. „ „	↓	42 Tiere, darunter 36 ♂	50 Tiere, darunter 46 ♂
11. Nov. „	↓	in Zi-T gestellt	in Zi-T gestellt
25. „ „	480 Tiere gezählt		
5. Dez. „	↓	†	
9. „ „	↓		†
5. Jan. 1911	sehr gut ausgestr. stets steril		

die eine (50 Tiere) mit, die andere (50 Tiere) ohne Futter in Kälte kam. Beide Kältekulturen entwickelten Geschlechtsprodukte und zwar beide Hoden. Die Kälte-Futterkultur hatte, wie aus meinen Notizen hervorgeht, stark gefressen. Die Tiere hatten daher auch viel mehr Hoden entwickelt als die in der Hungerkultur. Infolge der reichen Hodenentwickelung war natürlicherweise die Knospung unterdrückt. — Indem ich in gleicher Weise eine große Zahl von Kulturen führte, kam ich zu folgenden Resultaten:

1. Die Entwickelung von Geschlechtsprodukten erfolgt bei *Hydra fusca* ausschließlich, wie Frischholz ganz richtig behauptete, infolge der Temperaturerniedrigung (bei ca. 10°), dagegen nie in Zimmertemperatur (ca. 16°). Während der $^5/_4$ Jahre, die ich *Hydra fusca* kultivierte, bekam ich in der Zimmertemperatur nicht eine einzige geschlechtsreife *Hydra* zu Gesicht.

2. Der Hunger hat auf den Eintritt der Geschlechtsperiode keinen Einfluss. Alle Zimmer-Futter- oder Hungerkulturen blieben stets steril, alle Kälte-Futter- oder Hungerkulturen wurden geschlechtsreif.

Dieses Resultat steht also im Widerspruch zu denen M. Nussbaum's. Ich möchte deshalb schon hier eine Erklärung dieses Widerspruchs geben, werde aber in meiner Arbeit noch viel ausführlicher darauf zu sprechen kommen. Nussbaum arbeitete, wie ich schon früher bemerkte, fast ausschließlich an *Hydra grisea*, an *fusca* nur wenig. Seine Kulturen standen in dem „regelmäßig" auf 15° temperierten Arbeitszimmer. Dass die Temperatur nicht ständig auf 15° blieb, ist an sich schon selbstverständlich, scheint mir vor allem aber daraus hervorzugehen, dass nie zugleich eine Geschlechtsperiode bei *grisea* mit einer solchen bei *fusca* zusammenfiel (vgl. Aquarium M mit N und O). Schwankte die Temperatur nach +, so wurde eben *grisea*, schwankte sie nach —, *fusca* geschlechtsreif. Nussbaum hätte also unbedingt die Temperaturveränderungen genau beachten müssen. Ferner hat Nussbaum den Fehler gemacht, dass er nie direkte Kontrollkulturen führte, sondern fast nur Einzelkulturen in ihrem Verlauf beobachtete; er hat nie in der Weise kultiviert, dass er etwa eine Kultur fütterte und eine Parallelkultur hungern ließ, um so das Resultat aus der Kultur abzulesen, sondern meist verfolgte er ein und dasselbe Aquarium in seinem Verlauf und stellte regelmäßig beim Auftreten einer Geschlechtsperiode fest, dass eine Unterbrechung der Fütterung vorausgegangen war. Vielleicht ist Nussbaum bei Veröffentlichung seiner Tagebuchnotizen der Verlauf der Kulturen nicht mehr so genau in der Erinnerung gewesen, da zwischen seinen Experimenten und deren Veröffentlichung ein Zeitraum von 15 Jahren lag.

Das Maß der Fütterung ist nur von Einfluss auf die Intensität der Hoden- oder Eibildung, indem die bestgenährten, also kräftigsten Tiere sehr viele, schwach genährte Tiere nur sehr wenige Eier oder Hodenbläschen hervorbringen.

3. *Hydra fusca* ist stets getrenntgeschlechtlich. In allen meinen Kulturen waren immer entweder nur ♂ oder nur ♀. Männliche Tiere über die Geschlechtsperiode hinweg und zu einer zweiten Geschlechtsperiode gebracht blieben stets männlich. So entwickelte ein Tier neunmal Hoden. Wie mir scheint, kommen auch bei *Hydra grisea* getrenntgeschlechtliche Tiere neben hermaphroditen vor. Ich werde hierauf in meiner späteren Arbeit näher zu sprechen kommen.

4. Endlich möchte ich meine Beobachtungen über das Verhältnis von Depression zu geschlechtlicher Fortpflanzung erwähnen. Krapfenbauer bemerkt, dass jedesmal der Hodenbildung ein an Depression erinnernder Zustand vorausging. Frischholz dagegen konnte keinen direkten Zusammenhang zwischen Depression und Geschlechtsbildung finden. Wie ich nun aus dem Verlauf meiner sämtlichen Kältekulturen ersehen konnte, besteht in der Tat ein solcher Zusammenhang nicht. Alle Tiere, die sich

auch nur vorübergehend in dem Depressionszustand befanden, blieben steril, die Ausbildung von Geschlechtsprodukten begann stets erst, wenn die Tiere wieder völlig normal waren, oder sie setzte in Kälte gleich ein, wenn die Tiere durch den Temperaturwechsel nicht in ihren Lebensfunktionen geschädigt waren. Hieraus folgt, dass also nur die kräftigsten, gesündesten Tiere zur Geschlechtsproduktion übergehen, nie die schwächlichen, die Depressionstiere. Da es nun nicht selten vorkommt, dass einmal eine scheinbar völlig normale Kultur in Kälte lange Zeit steril bleibt, oder da fast regelmäßig, wie auch frühere Autoren beobachteten, eine Kältekultur nicht 100 %, sondern stets nur einen gewissen Teil geschlechtsreifer Tiere enthält, während ein anderer Teil steril bleibt, so glaube ich, dass die Depression nicht wie Frischholz angibt, mit Tentakelverkürzung beginnt, sondern in ihren ersten Stadien makroskopisch nicht erkennbar ist. Ich habe oft Tiere gesehen, die sehr lange Tentakeln hatten, also scheinbar ganz normal waren, aber nicht geschlechtsreif wurden. Die Tiere nahmen sogar Nahrung zu sich, die sie aber nicht verdauten; denn ich konnte nur selten sehen, dass sie Knospen trieben, obwohl sie wiederholt reichliches Futter zu sich nahmen. Es kommen also bei *Hydra* sicherlich noch latente Depressionszustände vor, die uns die teilweise oder völlige Sterilität mancher Kulturen erklären. In meiner später erscheinenden Arbeit werde ich ferner auseinandersetzen, warum ich auch die oft beobachteten Missbildungen, Verwachsungen, Koloniebildung, Doppelköpfigkeit, Doppelfüßigkeit und Tentakelspaltung, denen ich in meinen Kulturen öfters begegnete, als Depressionserscheinungen auffasse.

Literatur.

1906. Hertwig, R. Über Knospung und Geschlechtsentwickelung von *Hydra fusca*. Biolog. Centralbl. Bd. XXVI.
1908. Krapfenbauer. Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von *Hydra*. Inaug.-Dissertation. München.
1909. Frischholz, E. Zur Biologie von *Hydra*. Biolog. Centralbl. Bd. XXIX.
1909. Nussbaum, M. Über Geschlechtsbildung bei Polypen. Arch. f. die ges. Physiologie Bd. 130.

Über die Entwickelung des Facettenauges der Crustaceen.

Von **Dr. Theodor Moroff.**

Hierzu 3 Figuren im Text.

(Mitteilung aus dem Bakteriologischen Institut Sofia.)

Ähnlich wie bei den übrigen Tierklassen besteht die Entwickelung der Decapoden, speziell von *Palaemon*, in ihren ersten Stadien in einer lebhaften Zellvermehrung. Hier ist jedoch die interessante

Erscheinung hervorzuheben, dass bei diesem Tiere die Zahl der Zellen durch die Zahl der Kerne allein bestimmt werden kann. Die Zellterritorien sind dagegen nicht gegeneinander abgegrenzt.

Durch ihre lebhafte Vermehrung entstehen große Komplexe dicht aneinander gepresster Kerne, die, während der späteren Embryonalentwickelung, durch ihre Auflösung das Material zur Bildung

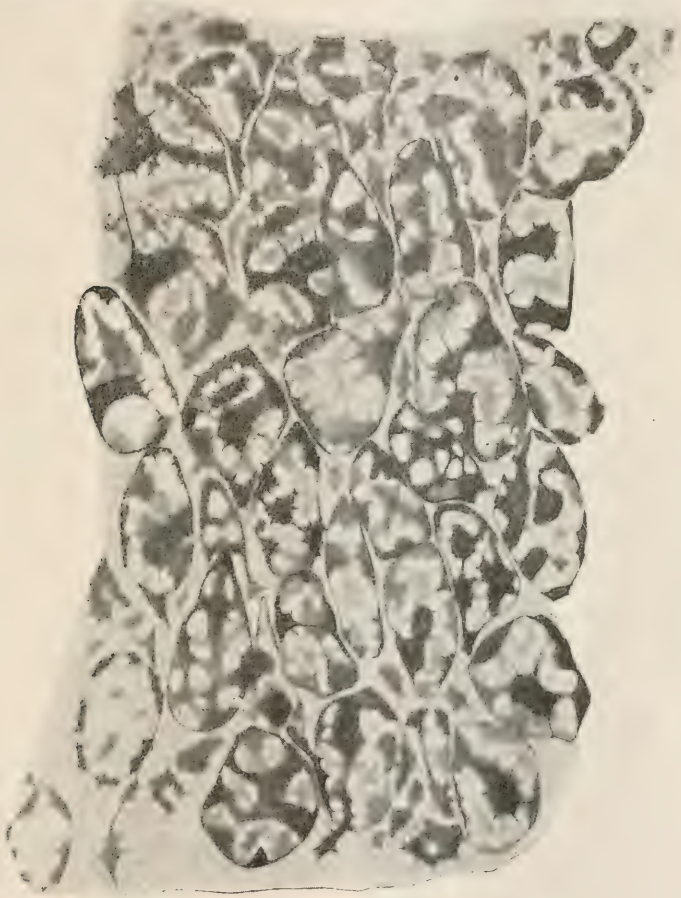


Fig. 1.

der einzelnen Organe liefern. Dieser Auflösungsprozess der Kerne kann nicht auf eine unzutreffende Deutung der Bilder zurückgeführt werden, da dabei etwa 8—9 Zehntel aller Kerne zugrunde gehen.

Dieselbe Erscheinung beobachten wir auch bei der Entwickelung des zusammengesetzten Auges. Wie bekannt, wird letzteres als eine polsterartige Verdickung des Epithels angelegt. In dieser Verdickung sind zuerst die großen Kerne dicht aneinander gepresst, so dass in den meisten Fällen zwischen denselben kein Plasma zu

sehen ist. In jedem Kern ist eine Anzahl von Chromatinkörpern zu sehen, welche eine rundliche, stäbchenförmige oder unregelmäßige Gestalt aufweisen. Die einzelnen Chromatinkörperchen stehen durch stärkere oder schwächere Auswüchse miteinander in Verbindung. Die meisten der Chromatinkörper sind an der Peripherie der Kerne verteilt; ein Nukleolus ist in letzteren nicht zu sehen. Fig. *A* stellt einen Teil des Epithels dar, woraus man die Struktur und die Verteilung der Kerne ersehen kann.

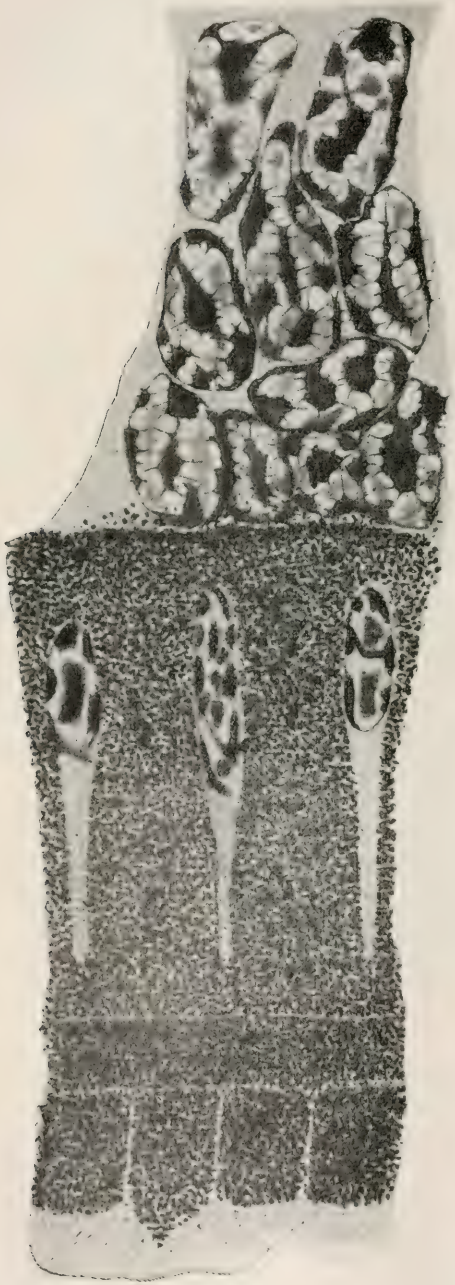


Fig. 2.

Zuerst sind die Kerne regellos verteilt, bald ordnen sie sich jedoch in 5—6 deutlich wahrnehmbaren Schichten an, welche eine parallele Lage zur Oberfläche des Epithels aufweisen. Neben dieser schichtenförmigen Anordnung erfahren die Kerne gleichzeitig eine säulenförmige Gruppierung, indem eine bestimmte Anzahl von Kernen sich dichter aneinander legen. Jede solche Kerngruppe liefert die Grundlage eines Ommatidiums.

Die inneren dem Mesoderm zugekehrten 2—3 Kernschichten erfahren eine komplette Auflösung, wobei ihr Chromatin in Pigmentkörnchen umgewandelt wird. Bei diesem Umwandlungsprozess sind alle wünschenswerten färberischen sowie morphologischen Übergänge zu konstatieren. Die Pigmentkörnchen sammeln sich zwischen den Kernen viel dichter an und bilden dadurch Pigmentstreifen, die senkrecht

zur Peripherie des Epithels verlaufen. In diesen stärkeren Verdichtungen der Pigmentkörnchen erfolgt die Bildung der einzelnen Rhabdome, wobei, wie es scheint, ein Teil der Pigmentkörnchen dazu verwendet wird.

Fig. 2 stellt ein Stadium von der Entwickelung des Auges dar, in welchem die Pigmentbildung bedeutend vorgeschritten ist. Die meisten Kerne haben eine völlige Auflösung erfahren, in dem pigmentierten Teil ist nur noch eine Kernreihe mehr zu sehen.

Fig. 3 stellt ziemlich dasselbe Stadium dar, nur dass das Pigment durch geeignete Behandlung der Präparate zuvor aufgelöst wurde, um die erste Anlage der Rhabdome zu demonstrieren. Die Rhabdome werden als einheitliche Stäbe angelegt, an denen keine Rhabdomere zu sehen sind. Von den Hesse'schen Stiftchen ist ebenfalls nichts zu sehen.

Fig. 3.

Gleichzeitig mit der Bildung der lichtperzipierenden Teile der Ommatidien werden auch ihre lichtbrechenden gebildet. Ein Teil des Chromatins der die oberflächlichste Schicht zusammensetzenden Kerne wird abgestreift und es wandelt sich in die Kornea respektiv in die Linse um. Dieselben Kerne liefern außerdem das Material zur Bildung des äußeren Teils der Kegelschicht. Die zweite Zellreihe bildet den mittleren und inneren Teil dieser Kegel. Es scheint jedoch, dass sich auch die nächstliegenden zwei Kernreihen an der

Bildung des inneren Teils der Kegelschicht beteiligen. Der Kristallkörper in der Kegelschicht differenziert sich erst viel später. Die Kerne der Kegelschicht sowie der sogen. Korneagenzellen bleiben in innigstem Kontakt mit den zugehörigen lichtbrechenden Teilen des Ommatidiums. Die Zellen der übrigen zwei Reihen, deren Zahl man genau nicht bestimmen kann, bleiben hingegen zuerst zwischen den einzelnen Kegeln (interommalen Raum) unregelmäßig verteilt. Erst nachdem das Tier aus dem Ei ausgeschlüpft ist und eine Zeitlang im Wasser herumgeschwommen, rückt ein Teil dieser Kerne in die Tiefe und kommt in die Pigmentregion, zwischen die Rhabdomen zu liegen. Dadurch werden sie zu den Kernen der Retinazellen.

Gleichzeitig mit der Entwickelung der lichtbrechenden und lichtempfangenden Teile des Auges findet auch eine Differenzierung der einzelnen Teile (Knoten) des Ganglion opticum statt, welch letzteres ausschließlich eine mesodermale Herkunft hat. An der Stelle, wo das Ganglion opticum angelegt wird, sind die Kerne ebenfalls dicht aneinander gepresst. Im Laufe der Embryonalentwickelung findet an einzelnen Stellen eine komplette Auflösung derselben statt. Die Kernreihen, die unmittelbar an die polsterförmige Verdickung des Epithels angrenzen, lösen sich zu allererst auf, wobei ihr Chromatin sich in Pigmentkörnchen umwandelt. Diese letzteren ordnen sich in Streifen an, die wie eine direkte Fortsetzung der dem Ektoderm ihre Entstehung verdankenden Pigmentstreifen aussehen; von letzteren sind sie durch die sogenannnte Basalmembran abgegrenzt, die gleichzeitig die Grenze zwischen dem meso- und ektodermalen Teil des Auges darstellt. Diese Membran ist eine Ausscheidung des Ekto- oder Mesoderms, respektive der beiden. Sie weist keine zelluläre Struktur auf, da weder während der Embryonalentwickelung noch beim ausgebildeten Tiere Zellkerne in derselben zu sehen sind. Zentralwärts an diesem Pigmentstreifen angrenzend bleiben 3—4 Kernreihen erhalten und bilden den äußeren Knoten (das sogen. Retinaganglion) des Ganglion opticum. Nach innen von diesen Kernreihen wiederum findet eine Auflösung der Kerne mehrerer Reihen statt, wobei an ihrer Stelle die Nervenfasern gebildet werden, welche den ersten Ganglienknoten mit den nächstfolgenden vereinigen. Die übrigen Ganglienknoten kommen in der Weise zustande, dass an drei Stellen eine vollkommene Auflösung der Kerne stattfindet, wodurch die mittlere, die weiße Substanz der Knoten zustande kommt. In der Umgebung der weißen Substanz bleiben in größerem oder geringerem Umfange die Kerne erhalten, welche die den Mantel bildenden Nervenzellen darstellen.

Auf Grund der im vorstehenden kurz dargestellten Untersuchung hat nur der nach außen von der Basalmembran stehende

Augenteil eine ektodermale Entstehung; das ganze Ganglion opticum sowie die Nervenfasern, die nach innen von der Basalmembran liegen, haben hingegen dem Mesoderm ihre Entstehung zu verdanken. Die einzelnen Rhabdome der Ommen sind selbständige Differenzierungen, die aus dem Material der aufgelösten Zellen entstanden sind. Sie haben mit den sogen. sieben Retinazellen zuerst nichts Gemeinsames, da letztere anfänglich außerhalb ihres Bereiches liegen; erst viel später, nachdem die Rhabdome längst ausgebildet worden sind, kommen diese Zellen zwischen dieselben zu liegen. Die Differenzierung der einzelnen Bestandteile eines Ommatidiums erfolgt ziemlich gleichzeitig. Das Pigment hat eine nukleäre Herkunft. Es konnten keine speziellen Iris- oder Tapetumzellen festgestellt werden, da die sogen. Retinazellen ebenfalls pigmenttragend sind.

Es konnten die bei Embryonalzellen der Vertebraten beschriebenen alle Zelldifferenzierungen gebenden Chondriokonten nirgends konstatiert werden. Sie werden durch die durch eine reichliche Auflösung ausgedehnter Kernpartien zustande kommenden Chromidien ersetzt.

Bei *Artemia salina* erfolgt die Entwickelung des Facettenauges im Prinzip auf eine ähnliche Weise wie bei *Palaemon*. Es sind allerdings einige weitgehende Unterschiede zu konstatieren, die ich an dieser Stelle nur kurz hervorheben und erst in meiner ausführlichen Arbeit näher schildern will.

Bei diesem Tiere wird das Auge ebenfalls als eine epitheliale Wucherung angelegt. Doch beginnt hier die Bildung des Pigments gleich mit dem Beginn der die Bildung der mehrschichtigen Epithelverdickung hervorrufenden Kern(zell)vermehrung.

Die einzelnen Zellkerne werden zuerst von einer dünnen Schicht Pigmentkörner umgeben. Erstere werden in dem Maße verbraucht als die Pigmentbildung erfolgt. Der Auflösungsprozess der Kerne schreitet von der Basalmembran zur Peripherie vor; die inneren Kerne verschwinden bald spurlos; die äußeren hingegen bleiben erhalten und funktionieren beim erwachsenen Tier als Retinazellen. Sie umgeben sich nur mit einer dünneren oder dickeren Pigmentschicht. In den späteren Stadien ordnet sich das Pigment in radiäre Säulen an, in deren Mitte sich die Rhabdome der einzelnen Ommen differenzieren.

Das Pigment reicht im Gegensatz zu *Palaemon*, wo es, wie wir gesehen haben, höchstens bis zur Mitte der polsterartigen Epithelverdickung sich erstreckt, an vielen Stellen bis zur äußeren Peripherie des Epithels. Es wird also zuerst der rezipierende Teil des Ommatidiums angelegt. An einzelnen Stellen bleiben an der Oberfläche einzelne Kerne, die kein Pigment ausscheiden; durch eine lebhafte Vermehrung derselben entstehen die Zellen, die den licht-

brechenden Teil der Ommen bilden. Zuerst werden eine geringe Anzahl von Ommatidien angelegt, durch eine ununterbrochene Bildung neuer Ommatidien vornehmlich am inneren Rande des Auges findet jedoch ein starkes Wachstum des letzteren statt.

Die einzelnen Augen ragen gewöhnlich ziemlich über die Oberfläche hervor, außerdem sind sie bedeutend weit auseinander verteilt, so dass das Auge, von der Oberfläche betrachtet, den Eindruck erweckt, als ob viele einzelne einfache Augen (Occellen) auf einem engeren Raum zusammengerückt seien.

Es kommt außerdem zu keiner wohlausgeprägten Bildung der Linsen. Letztere werden durch mehr oder minder starke Verdickungen der Kornea repräsentiert, die von verschiedener Gestalt sein können. Dabei liegen diese Verdickungen in vielen Fällen nicht ganz genau über den Ommatiden. Die Linsenzellen sind 2, manchmal 3 an der Zahl. Ebenfalls variieren die Zellen der Kristallkegel zwischen vier und fünf; dementsprechend besteht letzterer aus vier respektiv fünf Teilen (Konomere).

Die Rhabdome stellen runde Stäbe dar, die infolge einer stärkeren Anhäufung von größeren Körnchen sich an ihrer Peripherie stärker färben als in ihrer Mitte. Weder in den jungen Stadien noch beim erwachsenen Auge sind Rhabdomere am Rhabdomen zu konstatieren.

Ist der Pecten des Vogelauges ein Sinnesorgan?

Von F. Blochmann und Ebba von Husen.

In mehreren Mitteilungen hat Franz die Ansicht zu begründen versucht, dass der für das Vogelauge so charakteristische Pecten[1]) im Sinnesorgan sei, welches dazu dienen soll, Schubbewegungen im Glaskörper (den hydrodynamischen Druck, wie Franz es nennt), die bei der Akkommodation durch Verschiebung der hinteren Linsenfläche entstehen würden, wahrzunehmen. So soll der Pecten dem Tier ein Gefühl von der Größe der Akkommodation und somit auch von der Entfernung des gesehenen Gegenstandes vermitteln.

Die Angaben, welche Franz über den feineren Bau des Pecten macht und ebenso die Abbildungen, die er dafür gibt, sind nicht sehr geeignet, seine Deutung zu unterstützen. Das gab die Ver-

---

1) Es mag hier einmal festgestellt werden, dass es unbedingt falsch ist, wenn verschiedene Autoren mit Konsequenz schreiben: „Das Pecten“: Pecten ist und bleibt generis masculini. Bei Zoologen sollte man diesen Fehler am wenigsten erwarten, da sie ja alle den Pecten jacabaeus, maximus u. s. w. kennen. Der eine oder andere wurde wohl dadurch irregeführt, dass er dem Latein von Sömmering (De oculorum hominis etc., Göttingen 1818) zu sehr vertraute. Sömmering gebraucht pecten als Neutrum. Das tut zwar der Güte seiner Beobachtungen keinen Eintrag, wohl aber der seines Lateins.

anlassung, die histologischen Verhältnisse des Pecten eingehender zu untersuchen, um so auf Grund genauer Kenntnis seines Aufbaues die Frage, ob Sinnesorgan oder nicht, entscheiden zu können.

Da die Fertigstellung der ausführlichen Arbeit noch einige Zeit in Anspruch nehmen wird, so sollen hier ohne eingehendere Berücksichtigung der umfangreichen Literatur die Hauptergebnisse mitgeteilt werden.

Zunächst dürfte es sich empfehlen, die Gründe anzugeben, die Franz veranlassten, den Pecten für ein Sinnesorgan zu erklären.

1. Aus der Beobachtung, dass die Grundsubstanz des Pecten sich bei Anwendung der van Gieson'schen Methode so färbt, wie der Sehnerv und die Retina, folgert Franz, dass Pecten, Sehnerv und Retina enger zusammengehören, und weiter auch, dass der Pecten mit der Chorioides nichts zu tun habe, was schon durch die entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen von Parreidt und von Bernd bewiesen war. Diese zeigen, dass der Pecten, ausgenommen die Blutgefäße von der Augenblasenwand seinen Ursprung nimmt.

2. Weitere Gründe sollen sich aus dem Gesamtbau des Pecten ergeben. Dieser soll höchst variabel sein, so dass er von Art zu Art in seiner Gestalt wechselt; auch individuelle Verschiedenheiten sind nicht selten. Die verschiedene Länge der Falten soll die Perzeption von verschieden starken Bewegungen der Glaskörpersubstanz begünstigen. Besonders bedeutungsvoll in dieser Hinsicht sollen die bei einigen Arten vorkommenden, der Linse zugekehrten Fortsätze (Spitzchen) sein.

3. Vor allem aber soll sich aus dem histologischen Bau ergeben, dass der Pecten ein Sinnesorgan ist.

Auf seiner Oberfläche finden sich nach Franz feine Härchen (Sinneshärchen); weiter kleine, etwas verschieden gestaltete Erhebungen, die Hütchen. In diesen oder unter ihnen liegen die Kölbchen, die sich auch an den Gefäßwänden finden.

Kerne sollen im Pecten spärlich sein, im oberen Teil sogar ganz fehlen. Auch das spreche für den nervösen Charakter des Gewebes. Besondere Nervenstämme fehlen. „Der ganze Pecten ist nervöses Gewebe von einerlei Art, sehr ähnlich dem der Nervenfaserschicht in der Retina, ausgenommen die Blutgefäße". Die reichlich im Pecten vorhandenen Fasern sollen Nervenfasern sein. Das Pigment des Pecten liegt wahrscheinlich nicht in Zellen. Es sieht dem Pigment der Chorioides nicht ähnlich. Die Gefäßwände, abgesehen von dem Endothel gehören auch zum Nervengewebe. Im Pecten kommen zweierlei Zellkerne vor. Die kleineren davon gehören vielleicht zu Gliazellen.

Das sind ungefähr die positiven Angaben, die Franz über den makroskopischen und mikroskopischen Bau des Pecten macht

und die nach seiner Ansicht beweisen sollen, dass das Organ ein Sinnesorgan ist. Dazu ist zu sagen:

Die unter 1. gemachten Angaben sind durchaus zutreffend und nach dem, was man über die Entwickelung des Pecten weiß, ist er, abgesehen von den Gefäßen, zweifellos ektodermalen Ursprungs.

Auf die unter 2. angeführten Punkte näher einzugehen, ist nicht nötig. An und für sich beweisen sie gar nichts. Wenn aus anderen Gründen der Pecten sicher als Sinnesorgan erkannt wäre, so könnten diese Dinge einen gewissen unterstützenden Wert haben.

Die unter 3. der Hauptsache nach zusammengestellten histologischen Angaben lauten mehrfach etwas unbestimmt. Auf keinen Fall wird durch sie bewiesen, dass wir in dem Pecten ein Sinnesorgan vor uns haben. Auch die Abbildungen sind, wie schon bemerkt, nicht überzeugend. Das kommt jedenfalls zum Teil daher, dass das von Franz untersuchte Material für histologische Zwecke nicht gerade besonders gut konserviert war, und dass auch die angewandten Untersuchungsmethoden dem erstrebten Zweck nicht ganz entsprachen. Franz hat diese Mängel auch selbst gefühlt, hat aber trotzdem seine zum mindesten etwas schwankenden Untersuchungsergebnisse in recht bestimmter Weise zur Grundlage einer neuen Ansicht über Bau und Funktion des Pecten gemacht. Dass der Pecten im Sinnesorgan ist, steht für den Autor fest. Vollkommene Zustimmung hat die neue Deutung des Pecten bei Kallius gefunden, wie der Satz zeigt: „In der Tat liegt in dem Fächer ein Hilfsorgan für den Akkommodationsakt vor — nämlich ein Sinnesorgan für die bei der Akkommodation entstehenden Druckschwankungen“. Ebenso hat Wiedersheim (1909, S. 410) keinen Zweifel an der sensorischen Funktion des Pecten.

Dagegen haben unsere Untersuchungen ergeben, dass der Pecten keine Sinnesorgane, ja überhaupt keine nervösen Elemente enthält. Der Pecten ist nichts weiter als eine Blutgefäße führende Gliawucherung.

Die Zellen, die ihn aufbauen, sind zum geringen Teil pigmentlose, der Hauptsache nach aber reichlich Pigment führende, mehr oder weniger verästelte Gliazellen. Kerne sind überall, besonders auch im oberen Teil, reichlich vorhanden. Die Fasern, die sich im Pecten finden, liegen alle in den Zellen und sind durchaus Gliafasern. Irgendwelche besondere Grundsubstanz, von der auch gelegentlich gesprochen wird, fehlt vollkommen.

Im einzelnen ist folgendes zu bemerken: Soll es sich bei dem Pecten um ein Sinnesorgan handeln, so müssen vor allem Nervenfasern nachzuweisen sein. Wir haben zahlreiche Versuche gemacht, solche durch vitale Methylenblaufärbung darzustellen, stets

ohne jeden Erfolg, während die den Präparaten zur Kontrolle beigefügten Retinastückchen vielfach Nervenfasern und Ganglienzellen in schönster Färbung zeigten. Ebenso ergab sich bei der Anwendung der Cajal'schen Fibrillenmethode, dass nie irgendeine Faser im Pecten gefärbt wurde, während sie im Sehnerven vortrefflich hervortraten.

Methoden, welche die Glia mit Sicherheit spezifisch färben, gibt es nicht. Gelang es aber mit einer der angewandten Methoden eine mehr oder weniger gute Färbung der Müller'schen Zellen der Retina zu erhalten, so zeigten sich auch die Elemente des Pecten mehr oder weniger gefärbt.

Dieses zunächst rein färberische Ergebnis: keine nervösen Elemente, nur Glia, wird durch die weitere Untersuchung durchaus bestätigt.

Es gelingt leicht, am frischen und am mazerierten Objekt, ebenso natürlich auch auf Schnitten von zweckmäßig fixiertem Material die den Pecten aufbauenden Gliazellen genauer zu studieren. Es handelt sich dabei der Hauptsache nach um mehr oder weniger verästelte, große Zellen, deren Ausläufer vielfach miteinander anastomosieren. Die Zellen legen sich teils mit dem Protoplasmakörper, teils auch nur mit den Ausläufern den Gefäßwandungen an. An der Oberfläche des Pecten sind die Zellen ganz regelmäßig gelagert, schließen dicht zusammen und bilden so eine epitheliale Schicht. Die Fortsätze sind dann natürlich nur nach unten hin entwickelt.

Zwischen den miteinander anastomosierenden Zellfortsätzen gibt es keine besondere Zwischensubstanz, sondern nur große, mit Flüssigkeit erfüllte Interzellularräume. Das Pigment ist in der Regel dem Körper der Gliazellen eingelagert. Manchmal liegen Pigmentkörnchen in ganz feinen Fortsätzen der Zellen. Außerhalb von Zellen liegendes Pigment wurde nicht beobachtet.

In den Zellen und ihren Ausläufern finden sich nun auch die Fasern, die bald mehr, bald weniger ansehnlich, am bedeutendsten in der sogen. Brücke und in den basalen Teilen des Pecten entwickelt sind.

Zellen, Fasern und Pigment zeigen an verschiedenen Stellen desselben Organs und bei verschiedenen Vogelarten gewisse Verschiedenheiten, auf die hier nicht näher einzugehen ist.

Die sternförmigen Zellen des Vogelpecten hat schon Parreidt erkannt und deutlich abgebildet (Taf. II, Fig. 13). H. Virchow (S. 832) hat sie bei *Varanus* gesehen und recht anschaulich beschrieben: „Das Pigment liegt in Zellen von sehr zierlich verästelter Form, welche in Gestalt eines areolären Netzes angeordnet sind.“ Auch Franz (1909) hat diese Zellen gesehen und, wenn auch etwas unvollkommen, abgebildet (Taf. 9, Fig. 37). Er erklärt sie

aber merkwürdigerweise für durch Verklebung entstandene Kunstprodukte (vgl. S. 237 und 238; ferner die Erklärung zu Fig. 37 auf Taf. 9)!

Auf die Beziehungen der Gliazellen zu den Gefäßwänden und auf den Bau der Gefäßwand selbst soll erst in der ausführlichen Arbeit genauer eingegangen werden.

Hier sei noch darauf hingewiesen, dass das Gewebe des Pecten sowohl durch die Ausbildung der charakteristischen verästelten Zellen, als auch dadurch, dass diese in der Regel reichlich Pigment führen, eine geradezu schlagende Ähnlichkeit mit den von Krückmann (1905) beschriebenen, unter pathologischen Verhältnissen auftretenden Gliawucherungen in der Netzhaut hat. Allein schon der Vergleich eines guten Präparates vom Pecten mit einer Abbildung, wie sie Krückmann auf Taf. V, Fig. 4, 5 und 5a, 9, Taf. XVIII, Fig. 11 gibt, muss zu der Überzeugung führen, dass der Pecten aus Glia besteht. Ganz ähnliche Verhältnisse beschreibt auch Imhof für das Gliagewebe, das den sogen. Lumbalwulst der Vögel bildet.

Abgesehen von diesem Lumbalwulst dürfte es wohl kaum ein Objekt geben, wo Neuroglia unter normalen Verhältnissen so leicht zu untersuchen ist wie am Pecten.

Die von Franz an der Oberfläche des Pecten beschriebenen Hütchen sind vorhanden. Sie sind an Schnitten von gut fixiertem Material, die entsprechend gefärbt sind, gar nicht schwer zu sehen. Reichlich finden sie sich auf der Oberfläche der sogen. Brücke des Pecten. Diese Hütchen sind nichts anderes als zipfelförmige Erhebungen der Zelloberfläche. Jede Zelle weist eine größere Zahl davon auf. In der ganzen Ausdehnung, in der sich die Hütchen finden, ist der Glaskörper sehr fest mit dem Pecten verbunden, während er sich an den übrigen Stellen der Pectenoberfläche leicht ablöst und auch im mikroskopischen Präparat, das ohne besondere Vorsichtsmaßregeln angefertigt ist, keine Verbindung erkennen lässt. Dieses Verhalten des Pecten ist schon öfter beschrieben und auch von uns sowohl makroskopisch als mikroskopisch genau festgestellt worden. Die enge Verbindung des Glaskörpers mit dem Zapfen der Reptilien bezw. Kamm der Vögel wird auch neuerdings von Froriep (S. 251 bezw. 253) wieder betont.

Die von Franz beschriebenen Kölbchen, im allgemeinen die etwa flaschenförmig oder birnförmig angeschwollenen Enden von Fasern, welche da und dort auch in die sogen. Hütchen eintreten, sind nichts weiter als die Enden von Gliafasern.

Weiter hat dann Franz auf der Oberfläche des Pecten Sinneshärchen in regelmäßiger Anordnung und Länge beschrieben und abgebildet (1908, S. 457; 1909, S. 239 u. Taf. X). Diese haben wir nicht gefunden. Dagegen sieht man gar nicht selten auf längere

oder kürzere Strecken Glaskörperfibrillen, die von den sogen. Hütchen entspringen. Das stimmt mit der Darstellung, die Wolfrum von dem Verhalten der Glaskörperfibrillen zu den Müller'schen Zellen der Retina gibt, wohl überein. In seinen Abbildungen 5, 6 u. 7 sieht man an einzelnen Zellen Erscheinungen, die man wohl mit den sogen. Hütchen vergleichen kann. Von der Spitze dieser Erhebung nimmt eine Glaskörperfibrille ihren Ursprung. Es darf bemerkt werden, dass Sinneshärchen an dieser Stelle — abgesehen von allen anderen — schon deshalb eine besondere Merkwürdigkeit wären, weil sie an der Basalfläche der Zelle stehen würden.

Auf der Oberfläche der sogen. Brücke zeigt der Glaskörper eine besonders dichte Beschaffenheit und bildet so eine auch färberisch deutlich differenzbare Schicht, die jedoch vom übrigen Glaskörper nicht scharf abgegrenzt ist.

Nach dem hier Mitgeteilten ist der Pecten also kein Sinnesorgan, sondern nichts weiter als eine gefäßführende Gliawucherung.

Franz hat wohl daran gedacht, dass vielleicht die Neuroglia im Aufbau des Pecten eine größere Rolle spielen könnte, als er ihr zugestehen möchte. Dass aber dem Pecten Sinnesorgane ganz fehlen, kann er sich offenbar nicht vorstellen, wie folgender Satz (1909, S. 247) zeigt: „Wollte jemand den bestimmten Nachweis erbringen, dass die Kölbchen dort gliös sind, so wäre ja auch dies sehr interessant, dann würde mich aber noch mehr die Frage interessieren, wo alsdann die sensibeln Elemente liegen."

Darauf kann man nur antworten: Nirgends.

Die Funktion eines Organs, das nur aus Glia und Blutgefäßen besteht, kann natürlich nur an die Blutgefäße geknüpft sein. C. Rabl S. 114) hat die Vermutung ausgesprochen, dass der Pecten für die Kompensation des bei der Akkommodation entstehenden positiven Druckes eine Rolle spielen möge. Das erscheint recht einleuchtend. Jedoch widerspricht dem Abelsdorff auf Grund von Versuchen an curarisierten Tauben, bei welchen nach elektrischer Reizung der Akkommodationsmuskeln keine Bewegung des Pecten festzustellen war. Vielleicht ist aber durch diese Versuche die Frage doch noch nicht entschieden. Wenn durch die Kontraktion der Akkommodationsmuskulatur eine gleichmäßige Drucksteigerung im Glaskörper zustande kommt und so etwas Blut aus den Gefäßen des Pecten verdrängt wird, so muss sich das doch wohl nicht unbedingt in einer erkennbaren Bewegung des Organs äußern. Im übrigen hat man ja schon längst dem Pecten ernährende Funktion zugeschrieben, wofür auch neuerdings die Versuche von Abelsdorff und Wessely (1909) sprechen.

Zur Entscheidung dieser Fragen werden weitere physiologische Versuche nötig sein. Das aber hat die histologische Untersuchung

jetzt schon sichergestellt, dass im Pecten sich weder Sinneszellen, noch Ganglienzellen, noch Nervenfasern, sondern außer Blutgefäßen nur Neuroglia findet. Darum ist er auch kein Sinnesorgan.

Literatur.

Abelsdorff, G. 1910. Über das Verhalten des Pectens bei der Akkommodation des Vogelauges. Arch. f. vergl. Ophthalmologie. Leipzig. Bd. I, H. 3, S. 290—292.

Ders. und Wessely, K. 1909. Vergl. phys. Untersuchungen über den Flüssigkeitswechsel des Auges in der Wirbeltierreihe. I. Teil. Vögel. Arch. f. Augenheilkunde, Bd. 64. Ergänzungsheft S. 65—125.

Bernd, A. H. 1905. Die Entwickelung des Pecten u. s. w. Diss. Bonn.

Franz, V. 1908a. Der Fächer im Auge der Vögel. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Stuttgart. S. 167—171.

Ders. 1908b. Das (!) Pecten, der Fächer im Auge der Vögel. Biol. Centralbl., Bd. XXVIII, S. 449—468.

Ders. 1909. Das Vogelauge. Zool. Jahrb. (Anat. Ontog.), Bd. XXVIII, S. 73—282.

Ders. 1910. Photographien mit ultraviolettem Licht. T. 23. Vom Vogelauge Arch. f. vergl. Ophthalmologie, Bd. I, H. 3, S. 283—292.

Froriep, A. 1906. Die Entwickelung des Auges der Wirbeltiere. Handbuch der Entwickelungsgesch. der Wirbeltiere, II. Bd., Teil I, Kap. 7.

Imhof, G. 1905. Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Lumbalmarkes bei den Vögeln. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 65, S. 498—610.

Kallius, E. 1909. Sehapparat. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgeschichte, Bd. XVII, 1907, S. 463—530.

Krückmann, E. 1905. Über Pigmentierung und Wucherung der Netzhautneuroglia. v. Graefe's Arch. f. Ophthalmologie, Bd. 60, S. 350—368 u. 452—512.

Parreidt, R. 1901. Beiträge zur Anatomie des Auges bei *Eudyptes chrysocome* und zur Entwickelung des Pectens im Vogelauge. Diss. Leipzig.

Rabl, C. 1899. Über den Bau und die Entwickelung der Linse. III. T. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 67, 1900, S. 1—138.

Virchow, H. 1901. Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefäße im Glaskörperraum von Wirbeltieren u. s. w. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. X, 1900, S. 720—844.

Wiedersheim, R. 1909. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. VII. Aufl., S. 410.

Wolfrum. 1907. Zur Entwickelung und Struktur des Glaskörpers. v. Graefe's Arch. f. Ophthalmologie, Bd. 65, S. 220- 266.

O. Bütschli. Vorlesungen über vergleichende Anatomie.

1. Lieferung. Vergleichende Anatomie der Protozoen. Integument und Skelett der Metazoen. Leipzig. 1910. Verlag von Wilhelm Engelmann.

Ein Werk von Bütschli wird immer das größte Interesse der Fachgenossen wachrufen; dass er gerade eine vergleichende Anatomie schrieb, wird für viele unter ihnen eine große Überraschung gewesen sein. Das vorliegende Buch ist entstanden, indem der Verfasser, einem Wunsche seiner Schüler entsprechend, die Vorlesungen ausarbeitete, die er in Heidelberg über vergleichende Anatomie hielt, seit Gegenbauer seine Vorlesung über den Gegenstand eingestellt hatte. Er bekennt sich als Schüler des großen Altmeisters der ver-

gleichenden Anatomie und es ist aus dem Geiste des Buches auch zu entnehmen, dass er stets von den nämlichen großen Gesichtspunkten ausgeht wie jener.

Es ist aufs höchste zu begrüßen, dass hier wieder eine vergleichende Anatomie entstanden ist, welche Wirbellose und Wirbeltiere umfasst. Die Durcharbeitung des Stoffs beruht auf einer Verfolgung der einzelnen Organsysteme durch die gesamte Reihe der Metazoen. Vorausgeschickt sind einleitende Abschnitte, von denen einer die Aufgabe der vergleichenden Anatomie und die für diese Wissenschaft charakteristischen Grundprobleme darlegt. Es ist mir aufgefallen, dass in Werken über vergleichende Anatomie eine Auseinandersetzung über Zweck und Absicht dieser Wissenschaft oft vollkommen fehlt. Hier ist sie in knapper, aber klarer und großzügiger Weise gegeben. Ein weiterer Abschnitt bringt einen Überblick über den Bauplan der Hauptgruppen des Tierreichs mit der wichtigsten Terminologie. Daran schließt sich eine tabellarisch knappe Zusammenfassung des Systems der Tiere.

Der 3. Abschnitt umfasst eine knappe vergleichende Anatomie der Protozoen. Es lässt sich denken, dass dieser Abschnitt aus der Feder des Altmeisters der Protozoenforschung besonderes Interesse verdient. Die Darstellung ist meisterhaft und steht bei aller Vorsicht und Zurückhaltung im Urteil über schwebende Fragen vollkommen auf modernem Standpunkt.

Die bis jetzt erschienene 1. Lieferung des Werks, welches auf 3 Lieferungen geplant ist, umschließt noch die Kapitel über das Integument und das Skelett der Metazoen. In diesen Abschnitten dominieren naturgemäß die Wirbeltiere. Die Klarheit in der Darstellung schwieriger Probleme verdient in diesem Hauptteil der Lieferung besondere Würdigung; die meisten bisher existierenden vergleichenden Anatomien waren nicht besonders übersichtlich und nach didaktischen Gesichtspunkten abgefasst. Gerade in dieser Richtung weist Bütschli's Buch besondere Vorzüge auf.

Die Illustrationen sind einfach, zum Teil fast primitiv; doch sind sie sehr klar und, was das wichtigste ist, wohl durchdacht. Vielfach ist die Übersichtlichkeit durch Anwendung mehrfarbigen Drucks gesteigert.

Da ein modernes Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, welches Wirbellose und Wirbeltiere umfasst, in deutscher Sprache bisher vollkommen fehlte, wird dem vortrefflichen Buch eine weite Verbreitung bei Lernenden und Lehrenden an unseren Universitäten gesichert sein. **F. Doflein.**

Oscar Hertwig. Die Elemente der Entwickelungslehre des Menschen und der Wirbeltiere.

Anleitung und Repetitorium für Studierende und Ärzte. 4. Aufl. Mit 399 Abbildungen im Text. Gr. 8°. VIII und 458 Seiten. Jena. 1910. Gustav Fischer.

Das bekannte „Lehrbuch" der Entwickelungsgeschichte, von dem schon 9 Auflagen erschienen sind, hat nach und nach eine Gestaltung

und einen Umfang angenommen, der es dem Herrn Vf. geraten scheinen ließ, daneben ein kürzeres, für den Gebrauch der Studierenden und Ärzte berechnetes Buch auszuarbeiten. Dass er damit einem wirklichen Bedürfnis entgegengekommen ist, geht aus dem Umstande hervor, dass auch von diesem, zuerst 1899 erschienenen Buch jetzt schon eine 4. Auflage nötig geworden ist. Die große Sachkenntnis und das Geschick der Darstellung, welche den Vf. zur Abfassung solcher Bücher befähigen, sind bekannt genug. In der Tat ist sein Buch vorzüglich geeignet, den Anfänger in das Gebiet einzuführen und ihm alles Wesentliche vom Standpunkte echt wissenschaftlicher Gründlichkeit zu übermitteln. Jedem der 12 Kapitel, in denen zuerst die Anfänge der Entwickelung und die embryonalen Eihüllen, dann in einem zweiten Teil die Entwickelung der Organe dargestellt wird, ist ein „Repetitorium" beigegeben, in welchem die Tatsachen in Form von kurzen Leitsätzen zusammengefasst sind. Angehängt ist ein Schlusskapitel mit dem Titel „das biogenetische Kausalgesetz". Dieses Gesetz knüpft an die unleugbare Tatsache an, dass jedes Ei in sich schon die Bedingungen enthält, unter denen es sich zu einem bestimmten Tier (einer bestimmten Spezies) entwickelt, dass also die Eier der verschiedenen Lebewesen in sich verschieden sein müssen, dass, wie H. sagt, ein jedes seinen spezifischen Artcharakter haben müsse. Herr H. benutzt dies zur Bekämpfung der Lehre von der Rekapitulation oder des biogenetischen Grundgesetzes von Häckel. Wenn ein Ei in sich schon die Bedingungen für die Entwickelung zu einem, sagen wir, bestimmten Säugetier enthält, so kann es auf einem Entwickelungsstadium, in welchem es Kiemenbögen aufweist, unmöglich identisch mit einem Fisch sein. Das ist unzweifelhaft richtig, trifft aber meines Erachtens den Grundgedanken des von Müller und Häckel aufgestellten Gesetzes nicht. Denn dieses behauptet gar nicht die vollkommene Identität der beiden Zustände, sondern nur, dass der Durchgang eines sich entwickelnden Eis durch Zustände, welche bei anderen Lebewesen als Endformen bestehen, auf die phylogenetische Entwickelung aus solchen Lebewesen schließen lasse, welche wie die letzteren gestaltet waren. Wenn also das Säugetierei, um es grob auszudrücken, ein Fischstadium durchlaufe, so lasse das darauf schließen, dass fischähnliche Lebewesen zu den Vorahnen der Säugetiere gehören. Aber das Säugetierei hat eben von seinen Vorfahren die Fähigkeit ererbt, nicht auf jenem Stadium stehen zu bleiben, sondern sich weiter zu einem bestimmten Säugetier zu entwickeln. Das ontogenetische Kausalgesetz von Hertwig widerspricht also keineswegs dem biogenetischen Grundgesetz von Häckel, sondern beide beziehen sich auf verschiedene Seiten des Entwickelungsproblems. Häckel's „biogenetisches Grundgesetz" ist übrigens, wie ich schon anderweitig gesagt habe, gar kein Gesetz, sondern eine allerdings sehr wahrscheinliche, für die phylogenetische Forschung brauchbare Hypothese. Aber ihre Benutzung führt eben deshalb zu rein hypothetischen Folgerungen und die auf ihr aufgebauten Stammbäume können auf wissenschaftliche Beweiskraft keinen Anspruch machen,

zumal sie an der Erfahrung nicht auf ihre Richtigkeit geprüft werden können. Hertwig's Satz dagegen kann mit Fug und Recht die Bezeichnung als „Gesetz" in Anspruch nehmen, weil er der bündige Ausdruck eines auf breitester Grundlage gewonnenen Induktionsschlusses ist, von dem uns keine einzige Ausnahme bekannt geworden ist. Nur möchte ich mir den bescheidenen Vorschlag erlauben, den Namen „Kausalgesetz" fallen zu lassen. Denn, ganz abgesehen davon, dass nach meiner, allerdings von der größten Mehrzahl aller Naturforscher abweichenden Meinung, Kausalitätsbeziehungen in den Naturvorgängen überhaupt nicht nachweisbar sind[1]), ist entweder in dem gebräuchlichen Sinne jedes Gesetz ein „Kausalgesetz", oder es müssten in einem besonderen Falle ganz bestimmte Gründe dafür bestehen, dass zwischen den Tatsachen, deren Verknüpfung in dem Gesetz ihren Ausdruck finden soll, Beziehungen von Ursache und Wirkung nachweisbar seien. Das scheint mir aber im vorliegenden Falle doch nicht vorzuliegen. Wir haben es vielmehr offenbar mit einem empirischen Gesetz zu tun, dessen Bedeutung nur darauf beruht, dass es aus einer sehr großen Zahl von Einzelerfahrungen auf induktorischem Wege gewonnen ist, ohne dass wir eine weitere Begründung dafür zu geben imstande wären. **J. Rosenthal.**

Allgemeine Mikrobiologie.

Die Lehre vom Stoff- und Kraftwechsel der Kleinlebewesen.

Walther Kruse, Dr. med., o. Prof. und Direktor des Hygienischen Instituts an der Universität Königsberg i. Pr. Leipzig. 1910. Verlag von F. C. W. Vogel.

In achtjähriger Arbeit ist es Kruse gelungen, ein umfangreiches und ausführliches Werk über die allgemeine Mikrobiologie fertigzustellen, dem bald noch die Infektions- und Immunitätslehre folgen sollen. Ein gewaltiges Unternehmen für einen einzelnen, das die Beherrschung sehr divergenter Wissenszweige voraussetzt.

Das Kruse'sche Buch ähnelt in vieler Beziehung der Czapek'schen Biochemie der Pflanzen, die wohl nicht nur bei mir, sondern auch bei anderen im Laufe des Gebrauches dauernd an Ansehen und Unentbehrlichkeit gewonnen hat. Auch hier die fast überwältigende Fülle des Stoffes, über dessen Anordnung und Verarbeitung man erst nach ein paar Jahren ein umfassenderes Urteil abgeben sollte. Die Einteilung zeigt folgende Hauptkapitel. 1. Bau der Kleinwesen und mikrochemisches Verhalten. 2. Chemische Zusammensetzung der Kleinwesen. 3. Nährstoffe der Kleinwesen. 4. Weitere Bedingungen der Ernährung. 5. Stoffwechsel im allgemeinen. 6. Umwandlung der Kohlenhydrate im Stoffwechsel. 7. Wandlungen der Alkohole, Fette und Fettsäuren. 8. Wandlungen der Glykoside und aromatischen Körper. 9. Wandlungen der Eiweiß-

1) Über dieses letztere bitte ich meine Auslassung im Lehrbuch der allgemeinen Physiologie S. 30 nachzusehen.

körper. 10. Wandlungen einfacher Stickstoffkörper. 11. Wandlungen des Schwefels. 12. Wandlungen anderer anorganischer Stoffe. 13. Wege des Sauerstoffs und die Beziehungen des Stoff- und Kraftwechsels. 14. Fermente. 15. Farbstoffe der Kleinlebewesen. 16. Gifte der Kleinlebewesen. 17. Angriffs-, Reiz- und Impfstoffe. 18. Veränderlichkeit und Stammesgeschichte der Kleinwesen.

Es ist erstaunlich, bis zu welcher Erkenntnis der doch hauptsächlich auf chemischer Grundlage ruhenden Forschungsergebnisse ein Nichtchemiker wie Kruse durchgedrungen ist. Immerhin merkt man dem Buche an, dass er mit dem Stoff zu ringen hatte. Es fehlt dementsprechend etwas der genetische Zusammenhang der einzelnen Stoffwandlungen mit den Tatsachen des rein chemischen Verhaltens der Umsatzstoffe. Am besten ist das noch bei den Kohlenhydraten gelungen, weniger bei den Eiweißkörpern. Die Fermente sind sehr kurz behandelt. Die Bücher von Fuhrmann, Bakterienenzyme, und Oppenheimer, Die Fermente, müssen hier zur Ergänzung herangezogen werden.

Manchmal fällt es dem Verfasser schwer, zwischen den grundlegenden und festbegründeten Arbeiten einerseits und zweifelhaften Angaben andererseits zu unterscheiden. So nimmt z. B. die Arbeit von Nawiasky über die Umwandlung von Leuzin in Amylalkohol durch Bac. proteus ebensoviel Raum ein wie die Arbeiten von Felix Ehrlich über die Vergärung des Leuzins durch Hefe. Letztere sind aber nicht nur grundlegend in dieser Richtung gewesen, sie sind auch chemisch eingehend begründet, während Nawiasky's Angaben einer Nachprüfung dringend bedürfen. Auch an anderer Stelle, z. B. bei der Bindung des freien Stickstoffs durch Bakterien vermisst man ein Hervortreten der grundlegenden Arbeiten von Winogradsky und Beijerinck, denen gegenüber neuere Ergänzungen, deren Richtigkeit noch manchmal angezweifelt werden muss, zu viel Platz einnehmen. Auf S. 110 wird gesagt: „Nach Pringsheim soll die Hefe außer Ammoniak nur solche N-Verbindungen brauchen, die wie Fischer's Peptide, die Gruppe CO — NH — CH = (?) enthalten." Ich habe demgegenüber angegeben, dass die Aminosäurerestgruppe als Stickstoffnahrung zur Heranzucht einer gärfähigen Hefe nötig ist, dass aber Hefe, die auf anderen N-Quellen gezüchtet wird, keine Gärkraft besitzt.

Gerade auf dem Gebiete der chemischen Mikrobiologie liegen viele unrichtige Angaben vor. Das richtige aus all diesem Wulst herauszuschälen und einheitlich zu verarbeiten, ist schwierig. Vielleicht ist die Zeit noch nicht gekommen, um eine übersichtliche Behandlung der Stoffwechselvorgänge der Kleinlebewesen zu geben. Bis dahin wird das Kruse'sche Buch ein wichtiges Hilfsmittel für den Forscher sein. **H. Pringsheim, Berlin.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. **15. März 1911.** **№ 6.**

Inhalt: Gross, Über Vererbung und Artbildung. — Russo, Über den verschiedenen Metabolismus bei den embryonischen Eiern des Kaninchens. — Romeis, Zur Frage der Schlafstellungen der Fische. — Rosenthal, Die Enzyme und ihre Wirkung. — Leche, Der Mensch, sein Ursprung und seine Entwickelung. — Boveri, Anton Dohrn.

Über Vererbung und Artbildung.

Von Dr. J. Grofs (Neapel).

In einem vor 5 Jahren in dieser Zeitschrift publizierten Aufsatz (1906) nannte ich die Entdeckung der Mendel'schen Arbeiten gerade in der gegenwärtigen Periode der Forschung eines der glücklichsten Ereignisse in der Geschichte der Wissenschaften. Heute muss ich bekennen, dass die Freude über die vielseitige und fruchtbare Anregung, die die Mendel'schen Regeln der Forschung gebracht haben, leider keine ganz ungetrübte mehr sein kann. Der Feuereifer, mit dem man sowohl von botanischer als auch von zoologischer Seite an die Erforschung des Vererbungsproblems gegangen ist, hat neben zweifellos wichtigen und hoch erwünschten Ergebnissen auch allerlei Ungesundes gezeitigt, das nachgerade droht, zu einer ernsten Gefahr für einen gedeihlichen Fortschritt der Forschung auf einem der wichtigsten, aber auch schwierigsten Gebiete der Biologie zu werden. Zum Teil liegt das daran, dass die Vertreter der experimentellen Richtung sich die Bundesgenossenschaft der Zytologie, auf die ich in der erwähnten Arbeit hinwies, wenig zu Nutzen machten, ja größtenteils sogar meinten, vollkommen auf sie verzichten zu können. Auch sonst haftet der modernen Vererbungsforschung eine bedenkliche Einseitigkeit an. Die einfachen und scheinbar auch so eindeutigen, ziffernmäßig darstell-

baren Resultate ihrer Zuchtexperimente haben in den „Neo-Mendelianern“ einen an sich gewiss entschuldbaren Enthusiasmus entfacht, der sie — oder wenigstens viele von ihnen — für alles andere blind macht und sie nicht nur die mikroskopische Forschung vollkommen vernachlässigen lässt, sondern auch das ganze seit Darwin und schon vor ihm durch vergleichende Beobachtung gewonnene, Vererbungsfragen betreffende, Tatsachenmaterial. Das rächt sich natürlich und führt zu ganz merkwürdigen Konsequenzen in den Arbeiten selbst der führenden Forscher aus dem Lager des Neo-Mendelismus.

Als Beleg will ich hier nur ein besonders krasses Beispiel anführen. Davenport (1909) hatte von einem Züchter einen flügellosen Hahn von unbekannter Abstammung erhalten, paarte ihn mit sechs normalen Hennen und erhielt 130 Nachkommen, die samt und sonders zwei wohlausgebildete Flügel besaßen. Einer der jungen Hähne wurde mit mehreren seiner Geschwister gepaart, aber alle 223 Nachkommen waren wieder normal. Offenbar also vererbte sich die Abnormität nicht, von der es ja auch keineswegs feststeht, dass sie keimplasmatisch begründet war; mindestens ebenso wahrscheinlich ist es, dass es sich um Amputation der Flügelanlagen während des embryonalen Lebens handelte. Eine so einfache Erklärung genügt aber natürlich dem Neo-Mendelianer nicht. Sich auf seine Erfahrungen bezüglich der Vererbung von Schwanzlosigkeit bei Hähnen stützend, zieht Davenport vielmehr den Schluss, dass auch Flügellosigkeit über den normalen Zustand dominiert, dass der besagte Hahn ein Heterozygot war, und dass die Dominanz der Flügellosigkeit in der ersten Bastardgeneration unvollkommen ist. Der zur Weiterzucht verwendete Sohn des ersten Hahnes wäre dann ein rezessiver Homozygot und alle Nachkommen teils ebenfalls rezessive Homo-, teils aber Heterozygoten mit unvollkommener Dominanz. Möglich soll es ferner sein, dass der ältere Hahn ein dominanter Heterozygot, die Kraft seines Inhibitors aber so gering war, dass die dominierende Eigenschaft weder bei der hetero- noch bei der homozygoten Nachkommenschaft zutage trat. Also eine Eigenschaft, die in zwei Generationen unter 353 Nachkommen kein einzigesmal auch nur in Andeutungen auftrat, muss dominant sein, nur um gewissen, bei anderen Experimenten ausgerechneten Erbformeln zu genügen.

Solange nun die Neo-Mendelianer als Zweck ihrer Arbeiten lediglich die „Aufstellung von Erbformeln für alle untersuchten Merkmale“ (Plate, 1910) hinstellen, liegt noch keine Veranlassung zur Beunruhigung vor. Sobald sie aber, wie es in immer steigendem Maße geschieht, beanspruchen, mit Hilfe ihrer Erbformeln auch das Problem der Artbildung zu lösen, muss auch der Zoologe Stellung nehmen zu ihren Theorien und Schlussfolgerungen.

In meiner oben erwähnten Arbeit hatte ich im Anschluss an Standfuß (1896) gezeigt, wie alle Tatsachen dafür sprechen, dass für die Artbildung nur die kontinuierliche Variation in Betracht kommt, die diskontierliche dagegen, einerlei, ob es sich um de Vries'sche oder um Mendel'sche Mutationen handelt, für die Evolution belanglos ist, was übrigens schon Darwin, ja sogar schon St. Hilaire gewusst haben. Meine Arbeit ist kaum beachtet worden, was ja nicht verwunderlich ist, da sie der herrschenden Mode strikt zuwiderläuft. In all den zahlreichen in den letzten Jahren erschienenen zusammenfassenden Darstellungen von dem Stande der Vererbungsfragen wird sie mit einer gleich zu erwähnenden Ausnahme überhaupt nicht erwähnt, oder höchstens in einer Anmerkung mit zwei Worten abgemacht.

Unterdessen hat die Forschung der letzten Jahre soviel neues Material zutage gefördert, dass ich heute den Beweis für die Richtigkeit der von Standfuß und mir vertretenen Ideen noch viel sicherer führen und die möglichen Einwände noch viel schlagender widerlegen kann, als es mir vor 5 Jahren möglich war. Ich muss dabei auch kurz auf die zytolologischen Grundlagen meiner Ausführungen eingehen, weil auch diese Angriffe erfahren haben.

Nachdem ich in der Einleitung zu meiner Arbeit dargetan hatte, wie gut Mendel's Forderung der Gametenreinheit bei den Bastarden 1. Generation durch die von der modernen Zytologie festgestellten Reduktionsteilungen erfüllt wird, zeigte ich, dass Weismann's Determinantenlehre imstande ist, auch alle Erscheinungen der Mendel'schen Regeln zu erklären. Das als Tatsache erwiesene Vorkommen von gegeneinander exklusiven Eigenschaften vorausgesetzt, genügt die einfache, durch viele Beobachtungen wahrscheinlich gemachte Annahme, dass solche Ide, welche die Determinanten des spaltenden Merkmalspaares enthalten, bei beiden Eltern so verschieden geworden sind, dass sie sich nicht mehr in einem Idanten (= Chromosom) vereinigen lassen. Bei der Rekonstitution der Chromosomen nach der Wachstumsperiode der Keimzellen werden die abgeänderten Ide wieder sämtlich zur Bildung des einen Idanten zusammentreten, von dem sie stammen. In bezug auf die eine Gruppe von Iden werden somit reine Gameten gebildet, wie die Spaltungsregel es verlangt. Alle anderen Gruppen von Iden, die nicht denselben Grad von Verschiedenheit erreicht haben, bleiben hiervon ganz unabhängig. So können die Hybride trotz der Spaltung des einen Merkmalspaares eine ganze Reihe intermediärer Charaktere aufweisen. Natürlich können in einem Paar von Iden gleichzeitig mehrere allelomorphe Determinantenpaare vorhanden sein, die dann beim Zuchtexperiment gekoppelte allelomorphe Merkmale veranlassen. Auch braucht die Existenz exklusiver Ide nicht auf ein Chromosomenpaar beschränkt zu sein. So lassen sich leicht

alle möglichen Fälle von Polyhybridismus erklären. Aus der Tatsache, dass bei Kreuzung zweier mendelnder Rassen miteinander die Nachkommenschaft oft in die Stammform beider Rassen zurückschlägt, zog ich ferner den Schluss, dass auch die Exemplare der aberranten Formen jedesmal noch eine Anzahl nicht abgeänderter Ahnenide des untersuchten Merkmals enthalten müssen. Und im Anschluss hieran erklärte ich Dominanz und Rezessivität einfach durch die Zahlenverhältnisse der Ide, indem ich annahm, dass jedesmal jenes Merkmal dominiert, dessen Ide in dem betreffenden Keimplasma in der Mehrzahl vorhanden sind. Ich brauche daher nicht mit so vagen Begriffen wie Latentwerden von Eigenschaften, Aktivierung und Inaktivierung von Determinanten etc. zu rechnen. Ich kann alle komplizierten Theorien von Präsenz und Absenz, von Grundfaktor und Supplement, von Inhibitoren, Enzymen etc. entbehren Und, was mir besonders wichtig erscheint, auch gelegentliche Ausnahmen von der Regel brauchen mich nicht zu stören. Denn die Anzahl der abgeänderten Ide in einen Idanten ist ja keine absolut konstante, da dieselbe Keimesvariation, die zuerst die Abänderung der betreffenden Ide bewirkte, sich natürlich wiederholen kann. So lässt sich z. B. auch der Dominanzwechsel, wie ich das bereits in meiner vorigen Arbeit ausgeführt habe, vom Boden meiner Auffassung aus, in einfachster Weise und ohne jede besondere Hilfshypothese erklären.

Die eben skizzierten zytologischen Grundlagen meiner Arbeit hat R. Fick (1906) einer Kritik unterzogen, die ich nicht unwidersprochen lassen kann, da sich in ihr eine ganze Reihe von Irrtümern und Missverständnissen finden, deren Zurechtstellung mir geboten erscheint. Auf p. 34 wendet sich Fick gegen meinen Ausspruch, dass vor ihm wohl niemand in den Mikrosomen die letzten Vererbungseinheiten vermutet hat, und behauptet, schon Roux hätte diesen Gedanken vertreten. Fick befindet sich dabei aber in einem bedenklichen Irrtum. Denn, als die von ihm zitierte Arbeit Roux's (1883) erschien, waren die Mikrosomen noch gar nicht bekannt. Die Chromosomen stellten sich den Forschern jener Zeit bei den von ihnen angewandten technischen Hilfsmitteln als durchaus homogen dar. Roux's „Mutter-" und „Tochterkörner", die Fick offenbar mit den Mikrosomen identifiziert, waren rein hypothetische Folgerungen. Und wie aus dem ganzen Zusammenhang hervorgeht, stellte Roux sich unter ihnen unendlich kleine Teilchen vor, und nicht die später entdeckten relativ großen Mikrosomen, die in geringer Zahl ein ganzes Chromosom bilden. Denn er spricht (p. 19) von dem notwendigen Vorhandensein einer „nicht sichtbaren und nicht sichtbar zu machenden, bloß zu erschließenden Struktur" des Chromatins, für die er den Namen „Metastruktur" vorschlägt, und sagt auf p. 11 sogar, dass jedes Chromosom aus „Hunderten

oder Tausenden“ von Körnern besteht. Seine hypothetischen Körner können also wohl mit den Determinanten Weismann's identifiziert werden, nie aber mit den mikroskopisch sichtbaren Mikrosomen, wie Fick es tut. Dass meine Anschauungsweise mit der von Roux in seiner grundlegenden Arbeit vertretenen viel besser harmoniert, als die meines Kritikers, geht auch aus folgendem hervor. Fick sagt auf p. 34: „Freilich schließt die Auffassung von Groß mehrere neue Hypothesen in sich. 1. Wird von Groß dadurch nämlich die Hypothese aufgestellt, dass die Halbierung der Qualitäten unsichtbar erfolgt, als eine Teilung unsichtbarer Mikro-Mikrosomen, den unsichtbaren Bestandteilen der Chromo-Mikrosomen. 2. Wird von Groß dadurch die Hypothese aufgestellt, dass sich diese Mikro-Mikrosomen durch irgendwelche Kräfte trennen, umordnen und auf die künftigen Schwesterhälften des Chromosons, deren Trennungsgrenzen noch nicht zu sehen sind, verteilen. 3. Wird von ihm damit die Hypothese aufgestellt, dass das Auftreten des Längsspaltes eine sekundäre Erscheinung ist, die mit der eigentlichen Halbierung der Qualitäten nichts zu tun hat.“ Ich will hier ganz davon absehen, dass ich an den hier kritisierten Stellen meiner Arbeit eigentlich gar keine neuen Hypothesen aufgestellt, sondern, wie ich ausdrücklich hervorhob, nur die Weismann'sche Keimplasmatheorie auf spezielle Fälle angewandt habe. Ich will mich auch nicht dabei aufhalten, dass Fick meine Darstellung nicht ganz richtig widergibt. Man vergleiche nun mit dem obigen Zitat aus Fick's Referat die folgenden Ausführungen von Roux (p. 17): „Die indirekte Kernteilung zerfällt nach der hier entwickelten Auffassung wesentlich in zwei Hauptpunkte: in die „molekulare Teilung“, die Teilung der Mutterkörner, welche letztere erst durch die Vorbereitungsstufe der „Materialzerkleinerung“ herzustellen sind, sofern nicht, wie Pfitzner vermutet, auch im ruhenden Kern das Material schon in Form kleiner Körnchen vorhanden ist, und zweitens in die „Massenteilung“ (besser „Massensonderung“), welche den Zweck hat, von je zwei verschwisterten Tochterkörnchen immer je eines auf je eine Seite zu schaffen: zugleich dasjenige Moment, welches hauptsächlich den ganzen sichtbaren Mechanismus der Kernteilungsfiguren nötig macht.“ Wir sehen also, auch der von Fick gegen mich ins Feld geführte Gewährsmann lässt die „Halbierung der Qualitäten“ unsichtbar erfolgen. Denn dass seine „Mutterkörner“ mikroskopisch nicht mehr darstellbare Gebilde sind, habe ich schon oben gezeigt. Und auch Roux nimmt zwei Teilungen an, von denen die zweite der Längsteilung der Chromosomen entspricht. Für sie wird der Name „Massensonderung“ vorgeschlagen, weil sie mit der Halbierung der Qualitäten nichts zu tun hat, sondern nur dazu dient, die Tochterkörnchen auf die beiden Tochterchromosomen zu verteilen. Also das Auftreten des Längsspaltes ist auch für

Roux eine „sekundäre“ Erscheinung. Und dass auch die zweite der mir von Fick vorgeworfenen „Hypothesen“ Roux's Auffassung sehr nahe steht, geht aus folgender Stelle seiner Arbeit hervor (p. 18). „Wer nun zu den anerkannten minimalen, funktionellen Vorgängen des Lebens, zu Assimilation, Dissimilation, Ausscheidung und Reflexbewegung mit mir noch die Fähigkeit der Selbstregulation in allen Vorgängen und die Fähigkeit der Gestaltung aus chemischen Prozessen (ohne welche letztere schon die Reflexbewegung und die indirekte Kernteilung nicht möglich wären) für unerlässlich zum Wesen gehörig hält, der wird sich Zelleib und Zellkern als chemisch-physikalische Einrichtungen, als tätige Fabriken von so hoher Kompliziertheit vorstellen, dass man sie nicht einfach in der Mitte auseinanderschneiden kann. Sondern zu letzterem Zweck muss von jedem gesondert fungierenden Teil eine Verdoppelung hergestellt werden (vielleicht durch Vermehrung des Chromatins vor der Teilung) und diese identischen Teile müssen dann nach den neuen Anlageorten transloziert und entsprechend mit den zugehörigen Teilchen vereinigt werden.“

Fick (p. 12) wirft mir ferner vor, ich hätte „offenbar ‚die Iden‘ (sic!) Weismann's, deren jede bekanntlich den ganzen Körper repräsentiert, mit Weismann's Determinanten verwechselt.“ Aber auch hier zeigt sich wieder, dass Fick die einschlägige Literatur ungenügend kennt. Allerdings enthält jedes Id nach Weismann die Anlagen für den ganzen Organismus. Aber ebenso sicher nimmt der genannte Forscher eine Mehrzahl der Ide in jedem Kern, ja sogar in jedem Idanten oder Chromosom an, wie beispielsweise aus folgender Stelle in seinem „Keimplasma“ (1892) hervorgeht. „Nach meiner Auffassung setzt sich das Keimplasma der Vielzelligen aus Ahnenplasmen oder Iden zusammen, Lebenseinheiten der dritten Stufe, welche in Mehrzahl die Kernstäbchen oder Idanten zusammensetzen.“ Ja diese Vielzahl der Ahnenplasmen bildet sogar einen Kernpunkt der Weismann'schen Theorie. Nicht ich also habe eine Verwechslung begangen, sondern mein Kritiker. Übrigens hätte Fick merken müssen, dass ich die verschiedenen Weismann'schen Begriffe sehr wohl auseinander zu halten weiß, wenn er meine Arbeit nur etwas sorgfältiger gelesen hätte. Denn ich spreche an mehreren Stellen (z. B. p. 406 und 410) von den in den Iden enthaltenen Determinanten. Ich befinde mich also in vollkommener Übereinstimmung sowohl mit Roux als auch mit Weismann.

Namentlich Weismann's Keimplasmatheorie ist aber schon jetzt durch soviel Tatsachen bestätigt worden, dass sie, wenigstens in ihren Hauptzügen, von der Mehrzahl der Forscher, die sich überhaupt mit Vererbungsfragen beschäftigen, angenommen worden ist, was allerdings dadurch verdeckt wird, dass an Stelle der Weis-

mann'schen Termini oft andere, zum Teil neu erfundene, gebraucht werden. Es kann mir daher wohl nicht der Vorwurf der Leichtfertigkeit gemacht werden, wenn ich die Keimplasmatheorie zum Fundament nehme, um darauf weiterzubauen.

Seit der Publikation meiner ersten Arbeit sind einige Resultate von Vererbungsexperimenten veröffentlicht worden, die scheinbar zeigen, dass auch Artmerkmale mendeln. Vor allem sind hier Lang's (1906) ausgedehnte Zuchtversuche mit *Helix* (*Tachea*) *nemoralis* und *hortensis* zu nennen, bei denen sich nach Ansicht des Verfassers gewisse Artmerkmale als dominant erwiesen, was einen schwerwiegenden Einwand gegen die von mir auf Grund sehr zahlreicher Tatsachen aufgestellte Regel bildet, dass Artkreuzungen immer intermediäre Bastarde ergeben. Sieht man sich aber die Zuchtresultate genauer an, so fällt der Einwand in sich zusammen. Aus 61 Kreuzungsversuchen konnten nur 16 Bastarde aufgezogen werden. Das Material ist also bedauerlich geringfügig. Die beiden Spezies bilden offenbar ein sehr ungünstiges Material, das die sehr große, aufgewandte Mühe nicht lohnt. Als mendelnde Artmerkmale zählt Lang 14 auf. Ich kann aber nicht zugeben, dass auch nur in einem einzigen Falle sich das Merkmal der einen Elternart als wirklich dominant erwiesen hätte. Bei der großen Bedeutung, die den Resultaten Lang's von verschiedenen Forschern beigemessen wird, halte ich es für geboten, alle von Lang namhaft gemachten Merkmale hier im einzelnen kurz durchzugehen.

Die Breite der Schalenmündung beträgt im Durchschnitt bei *H. hortensis* 8, bei *H. nemoralis* 10,4, bei 15 untersuchten Bastarden 8,6 mm. Lang bemerkt hierzu Annäherung an *hortensis*. Eine solche ist ja zweifellos vorhanden, von wirklicher Dominanz kann aber doch nicht die Rede sein, da die Kreuzung die durchschnittliche Differenz zwischen der Mündungsweite der beiden elterlichen Spezies um 0,6 mm, also um 25 % verringert hat. Dabei geht es doch eigentlich nicht an, bei einem so variablen Charakter, wie es die Breite der Schalenmündung bei den Helicinen ist, einfach Durchschnittswerte sämtlicher geprüfter Bastarde mit denen der beiden Elternarten zu vergleichen. Betrachten wir die einzelnen Zuchten gesondert, so erhalten wir denn auch ein beträchtlich abweichendes Resultat. 5 Bastarde stammen von einem Elternpaar, deren Mündungsweiten 8,0 (*H. h.*) und 9.2 (*H. n.*) betrugen. Bei den Hybriden schwankt die Breite der Schalenmündung von 8,2—9,00. Die Eltern von 8 weiteren Bastarden, also die Hälfte des ganzen Materials, hatten krüppelhafte, für Messungen ungeeignete Schalen. Sie müssen daher für alle auf Schalendimensionen bezüglichen Merkmale außer Betracht bleiben. Lang zieht sie zur Eruierung der Durchschnittszahl mit heran, was aber entschieden unstatthaft ist. Bei den 3 übrigbleibenden Bastarden sind die Zahlenverhältnisse folgende:

Elter *H. h.*	Elter *H. n.*	Bastard
7,7	9,9	9,42
7,7	10,3	8,73
8,4	9,8	7,5.

Soviel sich aus dem recht spärlichen Material von 8 Bastarden schließen lässt, haben wird einen Fall von typischer intermediärer Vererbung vor uns. Die Bastarde sind unter sich stark verschieden. In dem einzigen Fall, wo mehrere (5) Exemplare aus einer Zucht vorlagen, nähern sich die extremsten Stücke den beiden Elternformen bis zu einer Differenz von je 2 mm. Sollte also die von Lang aus den Durchschnittszahlen berechnete „Annäherung an *hortensis*“ wirklich vorhanden sein, so beweist sie höchstens, dass die eine der beiden Spezies eine größere Vererbungspotenz besitzt als die andere, was bei intermediärer Vererbung ja die Regel ist.

Ein weiteres Merkmal, auf das Lang Wert legt, ist der „Mündungsindex“, d. h. der Quotient zwischen der Breite der Schalenmündung und dem größten Durchmesser des letzten Umganges. Die Durchschnittszahlen betragen für die Eltern 0,41 (*H. h.*) und 0,43 (*H. n.*), für die Bastarde 0,405, was von Lang als „typischer *hortensis*-Index“ bezeichnet wird. Da der Index sogar um 0,05 hinter dem normalen von *H. h.* zurückbleibt, könnte man ihn sogar „übertypisch“ nennen. Hier zeigt sich aber so recht die Fehlerhaftigkeit von Lang's Methode. Betrachtet man nämlich die einzige etwas umfangreichere Zucht (5 Bastarde), so ergibt sich folgendes. Die Indices der Eltern sind 0,4103 (*H. h.*) und 0,4240 (*H. n.*); die der Bastarde schwanken zwischen 0,3980 und 0,4157, nähern sich also in ihrem einen Extrem dem *nemoralis*-Elter bis auf 0,0083, während die Differenz der elterlichen Indices 0,0137 beträgt. Wo ist hier also auch nur eine Andeutung von wirklicher Dominanz? Von den 3 restierenden Bastarden, den einzigen Repräsentanten je einer Brut, ist bei 2 der Index merklich höher als bei dem *hortensis*-Eltern, bei dem 3. bleibt er beträchtlich hinter ihm zurück.

Für den Wölbungsindex, Quotient von Spindellänge und größtem Durchmesser des letzten Umganges, rechnet Lang bei den Bastarden einen Durchschnitt aus, der sogar um 0,04 über den von *H. n.* hinausgeht. Sehen wir uns aber die Zahlen für die 5 mehrfach erwähnten Bastarde an, die einzigen, die für die Feststellung der Dominanz ernstlich in Frage kommen, so erhalten wir wieder ein ganz anderes Bild. Die Wölbungsindices der Eltern sind 0,5026 (*H. h.*) und 0,5714 (*H. n.*), die der Bastarde schwanken zwischen 0,4951 und 0,6166, überschreiten also die elterlichen Werte nach beiden Richtungen. Auch hier wieder starke Variabilität der Hybride und entschieden intermediäre Vererbung.

Über die Form der Schalenmündung, ein Merkmal, dem Lang ebenfalls einiges Gewicht beimisst, sind seine Angaben recht un-

genügend. In der am Schluss der Arbeit gegebenen Tabelle wird für die Bastarde mitgeteilt: „meist typische *hortensis*-Form." Aus der Beschreibung der einzelnen Bastarde lässt sich aber überhaupt kein nur annähernd zuverlässiges Bild gewinnen. Die 8 Hybride, deren Eltern krüppelhafte Schalen hatten, scheiden natürlich auch hier aus. Bei den 5 aus einer Brut von kontrollierbaren Eltern stammenden Tieren fehlte bei 4 jede Angabe über die Form der Mündung, bei dem 5. wird sie als „normal" bezeichnet, was wohl bedeuten soll, dass sie rein dem „*hortensis*-Elter" nachartete. Von den 3 übrigen Bastarden wird bei einem angegeben „*nemoralis*-Mündung", bei einem anderen typische „*hortensis*-Mündung"; bei dem 3. fehlt wieder jede diesbezügliche Angabe. Mehr hat Lang von dem Material, aus dem er den obigen Schluss zog, dem Leser seiner Arbeit nicht zugänglich gemacht.

Die Farbe der Mündung, die nach Lang bei den Bastarden der von *H. nemoralis* gleichen soll, zeigt sich wieder stark variabel und durchaus intermediär. Bei den Eltern der 1. Serie von 5 Bastarden finden wir die Lippe weiß (*H. hortensis*), resp. Lippe und Callus kastanienbraun (*H. nemoralis*). Bei den Bastarden schwankt die Färbung der Außenseite der Lippe zwischen rauchbraun, rußbraun und schwach rußbraun. Innen ist sie ziegelbraun bis dunkelpurpur. Der Callus gleicht der Innenseite der Lippe. In 2 Fällen ist er sogar nur „deutlich pigmentiert".

Von den Eltern der 2. Serie (8 Bastarde) macht Lang wieder unvollständige Angaben; bei *H. hortensis*: „mit weißer Lippe", bei *H. nemoralis*: „Nabel und Callus schwarzpurpurn". Ein Vergleich dieser Bastarde, die nicht weniger als die Hälfte des gesamten Materials ausmachen, mit den Eltern ist also wieder unmöglich.

Die Eltern von Bastard 10 haben: *H. hortensis*: „Lippe weiß", *H. nemoralis*: „Lippe schwarzbraun, Callus sehr stark pigmentiert." Beim Bastard ist die Lippe „außen dunkelrußbraun, innen schwarzpurpurn," der Callus „mäßig pigmentiert". Hier haben wir also ein typisch intermediäres und zwar medioklines Exemplar. Trotzdem sagt Lang, „dieser Hybride würde von jedermann für eine *nemoralis* gehalten werden."

Ganz ähnlich verhält sich Bastard 11.

Bastard 16 endlich stammt wieder von ziemlich typischen Eltern (bei *H. hortensis* „Lippe weiß", bei *H. nemoralis* „Lippe schwarzpurpurn, Callus deutlich pigmentiert") und erweist sich wieder als deutlich intermediär: „Lippe außen bräunlich, innen ziegelbraun mit einem Stich ins Violette. Callus sich wenig abhebend."

Dasselbe Resultat lässt sich mit einiger Sicherheit aus der der Arbeit beigegebenen Tafel entnehmen. Leider bildet Lang die Eltern der Bastarde nicht mit ab. Aber bei allen abgebildeten Hybriden ist die Färbung des Callus und der Lippe immer deutlich

heller als bei dem auf derselben Tafel reproduzierten typischen Exemplar von *H. nemoralis*. Allerdings sind Callus und Lippe bei allen Bastarden braun, aber eine Mischung von Schwarz- oder Kastanienbraun mit Weiß resp. Gelb kann doch nichts anderes ergeben als eben eine hellere Nüance von Braun.

Dazu kommt, dass die Schalenmündung von *H. hortensis* in der Farbe selbst stark variiert. Das geht schon aus folgendem Ausspruch Lang's hervor: „Die Farbe der *hortensis*-Mündung ist wohl nie so tiefschwarzbraun wie bei der typischen *nemoralis*." Da die Eltern der Hybride keineswegs genügend auf ihre Herkunft kontrolliert waren, ist es nicht ausgeschlossen, dass in den Fällen, wo Lippe und Callus beim Bastard besonders dunkel erschienen, sein *hortensis*-Elter stark pigmentierte Vorfahren hatte.

Also auch die Farbe der Schalenmündung fällt durchaus unter die Kategorie der intermediären Vererbung, ja in diesem Falle lässt sich sogar nicht einmal die größere Vererbungspotenz des einen Elters erweisen.

Form und Größenverhältnisse der Glandulae mucosae erscheinen mir als sehr wenig geeignet für Vererbungsexperimente. Alle an ihnen feststellbaren Speziesmerkmale sind höchst variabel und stark transgressiv, und die Unterschiede auch zwischen typischen Formen beider Arten wenig scharf.

Lang gibt nun für die untersuchten Hybride an, „dass die Glandulae mucosae in jeder Beziehung ganz nach dem *hortensis*-Typus gebaut sind." Dem widersprechen aber die Aussagen seiner Mitarbeiter, zum Teil sogar seine eignen, auf derselben Seite gemachten Bemerkungen. So gibt Hesse an, dass von 6 untersuchten Bastarden „eines eine Drüse hatte, bei der „einige zylindrische Äste an *H. nemoralis* erinnern." Kleiner findet unter den von ihr untersuchten 6 Exemplaren 2, bei denen sich die Form der sehr schlanken Zweige „sehr stark" dem Typus von *H. nemoralis* nähert. In bezug auf Länge und Form des Stieles schreibt Hesse über die Bastarde, „sie zeigen die Form des *hortensis*-Drüsenstiels". Lang bemerkt hierzu: „für die von Fräulein Kleiner untersuchten Bastarde lässt sich das nur teilweise sagen." Die Zahl der Zweige variiert bei beiden Arten sehr stark, und wenn Lang angibt, dass die Bastarde „im Durchschnitt" die höhere Zahl der Spezies *H. hortensis* zeigen, so geht schon daraus hervor, dass von einem wirklichen Dominieren wieder nicht im entferntesten die Rede sein kann. Lang behauptet ferner über die Verästelung der Drüsen bei den Bastarden: „Mindestens ebenso typisch wie für die genuine Art *hortensis* herrscht der dichotomische Verästelungstypus vor." Ich habe die hierher gehörige Tafel der Arbeit durchgesehen und unter den abgebildeten Drüsen von 14 Bastarden nur 3 (von *H. n.* 2, 3 und 6) wirklich dichotom verästelt gefunden.

Das Studium der Tafel ist auch sonst interessant, es zeigt eine wahre Musterkarte von Mischformen der beiden elterlichen Typen nebst einigen besonderen Varianten, wie sie bei Bastardzuchten regelmäßig aufzutreten pflegen.

Der Liebespfeil der Bastarde ist in seinem allgemeinen Habitus eine charakteristische Mittelform zwischen den beiden elterlichen Arten. In einzelnen Merkmalen scheint, soweit das sehr spärliche Material (im ganzen wurden 5, resp. 6 Pfeile untersucht) ein Urteil zulässt, eine stärkere Hinneigung zu einem der beiden Eltern vorzuwalten. Doch ist diese nie so stark, dass auch nur der Verdacht auf alternative Vererbung aufkommen könnte. So ist der Liebespfeil z. B. in 4 Fällen gerade wie bei *H. nemoralis*, in 2 Fällen dagegen leicht gekrümmt. Der Hals der Bastardpfeile ist im allgemeinen kurz, „eher" wie bei *hortensis*.

Die medialen Kreuzleisten sind bei 4 Exemplaren deutlich intermediär; bei einem ähneln sie mehr den Verhältnissen bei *H. nemoralis*. Der Pfeil des 6. Bastardes hat Lang nicht zur Untersuchung vorgelegen; er schließt auf seine Form nur nach Querschnitten durch den „entkalkten" Pfeilsack, was doch nicht gut angeht. Die Querschnitte der lateralen Kreuzleisten sind bei allen 5 Bastardpfeilen ungeteilt, wie bei *H. nemoralis*. Hier liegt anscheinend wirkliche Dominanz der Pfeilform von *H. nemoralis* vor. Dabei ist aber zweierlei zu erwägen. Einmal müsste erst an einem großen Material festgestellt werden, ob nicht vielleicht die Form aller 4 Kreuzleisten ein einheitliches Merkmal ist. Wäre das der Fall, so genügt das Variieren der medialen Leisten zur Feststellung, dass auch dieses Merkmal bei den Bastarden durchaus intermediär ist. Auch ist das Material, auf das Lang seine Schlüsse basiert, in diesem Falle doch wahrlich viel zu spärlich, um daran eine Frage von einschneidender Bedeutung entscheiden zu wollen. Wir müssen uns damit begnügen, zu konstatieren, dass in bezug auf die lateralen Kreuzleisten *H. nemoralis* eine bedeutend stärkere Vererbungspotenz besitzt als *H. hortensis*.

Rekapitulieren wir das Ergebnis der Nachprüfung von Lang's Aufstellungen, so konstatieren wir bei allen angeblich dominierenden Merkmalen eine starke Variabilität, deren Extreme in manchen Fällen nach beiden Seiten hin sogar den Typus der Elternarten überschreiten. Schon diese Tatsache genügt eigentlich, um jeden Verdacht des Mendelns auszuschließen. Denn nach Mendel's (1901, p. 10) Definition muss das dominierende Hybridmerkmal dem einen der beiden Stammerkmale entweder so vollkommen gleichen, dass das andere der Beobachtung entschwindet, oder demselben so ähnlich sein, dass eine sichere Unterscheidung nicht stattfinden kann. Daraus folgt aber mit Evidenz, dass die Bastarde 1. Generation sich auch untereinander soweit gleichen müssen, dass eine „sichere

Unterscheidung" nicht möglich ist. Sind dagegen die Bastarde unter sich verschieden, so kann es sich schlechterdings nicht um Mendel'sche Fälle handeln. Es genügt daher schon ein kleines Material, um mit Sicherheit die intermediäre Vererbung festzustellen.

Gänzlich verfehlt ist Lang's Versuch, die Hybride der beiden Schneckenarten als Mosaikbastarde hinzustellen, weil sie angeblich die einen Merkmale rein vom einen, die anderen rein vom anderen Elter beziehen. Wäre letzteres der Fall, so handelte es sich um mendelnde Polyhybride. Denn zum Wesen der Mosaikvererbung gehört es, dass dasselbe Merkmal beim Bastard unharmonisch, mosaikartig in Erscheinung tritt. Es müsste also z. B. die Lippe des Bastardes braun und weiß gescheckt sein. Es hilft also nichts, alle von Lang geprüften Merkmale (vielleicht mit Ausnahme der lateralen Kreuzleisten, s. o.) erweisen sich bei der Vererbung als deutlich intermediär. Und das Ergebnis seiner langjährigen mühevollen Zuchtexperimente ist eine wertvolle, von dem Experimentator selbst allerdings nicht beabsichtigte Bestätigung einer alten Wahrheit, die Lang (1906) übrigens früher selbst vertrat und der er die drastische Formulierung gab: „Varietätshybride mendeln, Arthybride pendeln". Dieser Satz bedarf jedoch einer Einschränkung; denn es richten sich durchaus nicht alle Rassenmerkmale nach den Mendel'schen Regeln, sondern nur ganz bestimmte, deren Zahl gegenüber den zahllosen gleich den Artmerkmalen „pendelnden" Rassenmerkmalen verschwindend gering ist.

Ein weiterer Einwand gegen meine Behauptung, dass Artmerkmale sich nie exklusiv gegeneinander verhalten, liegt scheinbar in den Arbeiten Tower's (1906 und 1910) vor, der ausgedehnte Kreuzungsversuche mit verschiedenen Spezies von *Leptinotarsa* anstellte, mit dem Ergebnis, dass die Hybride sich regelmäßig nach den Mendel'schen Regeln richteten. Aus Tower's Angaben geht aber hervor, dass alle erzielten Bastarde unbegrenzt fruchtbar waren, konnte doch ihre Zucht, je nach Bedarf, oft bis zur 5. Generation fortgesetzt werden. Wir haben es hier also nicht mit guten Arten zu tun, sondern all die verschiedenen „Spezies" sind nichts als Mutanten von *L. undecimlineata*.

Plate (1910) führt gegen mich das Verhalten von Zebrakreuzungen (soll wohl heißen Kreuzungen zwischen Zebras und Pferden?) nach Ewart an. Die von ihm zitierte Arbeit ist mir nicht zugänglich. Ich kann ihre Bedeutung für die uns beschäftigende Frage nur nach dem kurzen Referat Plate's beurteilen. Aber selbst dieses genügt schon, um darzutun, dass auch diese mir entgegen gehaltenen Tatsachen durchaus im Einklang mit der von mir verfochtenen Ansicht stehen. Denn nach Ewart können die Bastarde sehr verschieden ausfallen, auch wenn dieselben Arten zur Kreuzung gewählt wurden. Die Grundfarbe ist immer intermediär und offen-

bar ist es auch die Streifung. Denn, wenn Plate angibt, dass sie manchmal sehr deutlich ist, manchmal fast ganz fehlt, geht schon daraus hervor, dass sie niemals wirklich dominant oder rezessiv ist. Und wie eben erwähnt, ist ja die große Variabilität der Bastarde an sich ein Beweis gegen die Einregistrierung dieser Fälle unter die Mendel'schen. Offenbar ist Plate, wie manchem anderen Neo-Mendelianer, der Begriff der intermediären Vererbung nicht klar geworden. Intermediär ist ein Hybride durchaus nicht nur dann, wenn sich in ihm väterliche und mütterliche Eigenschaften genau die Wage halten, sondern immer, sobald seine Merkmale eine beliebige Zwischenstufe zwischen den Eltern bilden, also auch, wenn er einem von diesen „fast ganz" gleicht. Für die starke Annäherung an den einen Elter hat man ja sogar die besonderen Termini der patro- resp. matroklinen intermediären Bastarde gebildet, die vielen Neo-Mendelianern allerdings unbekannt zu sein scheinen.

Lassen sich demnach schlechterdings keine Tatsachen anführen, die gegen die Regel sprächen, dass Artmerkmale nicht mendeln, so gilt dasselbe natürlich auch von der aus der Regel gezogenen Schlussfolgerung, dass Mutationen für die Artbildung nicht in Betracht kommen. Man hat aber versucht, die fehlenden Tatsachen durch Hypothesen und theoretische Erwägungen zu ersetzen.

Nach Plate (1910) scheint in der Natur eine Tendenz vorhanden zu sein, „die bei Varietätsbastarden vorherrschende alternative Vererbung in eine intermediäre zu verwandeln, wenn im Laufe der Zeiten die betreffenden Formen sich so sehr entfremdet sind, dass sie als Arten zu gelten haben." Bei eben entstandenen neuen Formen, die sich mit der Stammform noch leicht paaren, soll durch die alternative Vererbung der verwischende Einfluss der Kreuzung aufgehoben werden; später aber, wenn die Unterschiede erheblicher geworden sind und infolgedessen Kreuzungen normalerweise nur selten vorkommen, soll sich die intermediäre Vererbung zeigen, dann aber der neuen Art nicht mehr schaden können. Um diese „Tendenz" der Natur plausibel zu machen, stellt Plate folgende Hypothese auf. Die Determinanten der Varietäten stehen sich chemisch nahe und deshalb reagieren sie aufeinander, d. h. sie verteilen sich auf verschiedene Gameten und mendeln infolgedessen. Die Determinanten der Arten hingegen haben diese Reaktionsfähigkeit verloren; sie verhalten sich indifferent gegeneinander, gelangen in dieselbe Gamete und lösen deshalb später die Eigenschaften beider Eltern in demselben Individuum aus, wodurch intermediäre Bastarde entstehen. Die alternative Vererbung soll so eine phyletische Vorstufe der intermediären darstellen.

Die größere Verwandtschaft von Determinanten der Varietäten einer Art soll also darin bestehen, dass sie sich gegeneinander repulsiv verhalten. Man wird zugeben müssen, dass die Hypothese

recht paradox ist und erwarten, dass ihr Begründer ein reiches Tatsachenmaterial zu ihrer Stütze bereit hat. Dieses beschränkt sich aber auf einen ausgestopften Bastard von Iltis und Frettchen, der „bis auf die etwas helleren Flanken wie ein Iltis" aussah, und „recht deutlich den Übergang der mendelnden in die intermediäre Vererbung" beweisen soll. Ganz abgesehen davon, dass der besagte Bastard deutlich die Einwirkung seines Vaters, des Frettchens, erkennen ließ, also überhaupt nichts mit alternativer Vererbung zu tun hat, so ist es schon rein prinzipiell unstatthaft, die Geltung der Mendel'schen Regeln für ein Kreuzungsprodukt zu beanspruchen, von dem man weder Geschwister, noch Nachkommen, ja nicht einmal die Eltern kennt.

Aber auch sonst ist Plate's Theorie unhaltbar, da sie auf einer ganz falschen Fragestellung beruht. Die Verhältnisse liegen doch nicht so, dass wir auf der einen Seite die durch intermediäre Vererbung ausgezeichneten Arten, auf der anderen nur mendelnde Varietäten haben. Im Gegenteil ergeben die allermeisten Varietäten bei Kreuzung mit der Stammform oder mit anderen Varietäten derselben Spezies stets intermediäre Bastarde. Das gilt namentlich für die für die Artbildung so wichtigen geographischen Varietäten, für die Mehrzahl der Haustierrassen etc. (Ich kann den Leser nicht damit aufhalten, alle einzelnen Fälle noch einmal aufzuzählen und verweise daher auf meine frühere Arbeit und die dort zitierte Literatur.) Dem stehen die Mendel'schen Fälle als seltene Ausnahmen gegenüber. Aber auch die innerhalb einer Varietät auftretenden Verschiedenheiten folgen, wenn sie überhaupt erblich sind, in der großen Mehrzahl der Fälle nicht den Mendel'schen Regeln. Die Frage steht also so: wir haben Varietäten mit intermediärer und solche mit mendelnder oder einer sonstigen Form der alternativen Vererbung. Da wir annehmen müssen, dass die Arten durch Fortbildung von Varietäten entstanden sind, müssen wir entscheiden, welche von den beiden genannten Kategorien von Varietäten als Vorstufen neuer Spezies in Betracht kommen. Da für die Artmerkmale ganz allgemein die intermediäre Vererbung gilt, kann die Entscheidung dem Unbefangenen nicht schwer fallen. Natürlich können es nur die sein, die denselben Vererbungstypus aufweisen wie die Arten.

Für die Richtigkeit dieses Schlusses lassen sich zudem schon jetzt zahlreiche Tatsachen anführen.

Vor allen Dingen sind hier die sich auf einen Zeitraum von 30 Jahren erstreckenden Untersuchungen von Standfuß (1896, 1898, 1906, 1907, 1909) über Arten- und Varietätenkreuzung bei Schmetterlingen zu nennen, deren Resultate in vollem Einklang stehen mit den Anschauungen, die ich in der von Plate kritisierten Arbeit vertrat.

Standfuß konstatierte eine Anzahl von unbedeutenden Abänderungen, die sich in der Regel überhaupt nicht vererben, selbst nicht bei Reinzucht. Man könnte daher geneigt sein, sie für Somationen zu halten. Gelegentlich erscheinen sie aber doch in einer kleinen Zahl der Nachkommen wieder. So kreuzte Standfuß ein Männchen von *Agrotis linea*, bei dem die Grundfarbe der Hinterflügel gelb statt braun war, mit einem normalen Weibchen und erhielt 63 normale Nachkommen und 2 Übergänge zu dem variierenden väterlichen Typus.

Bei *Dilina tiliae* kommen Exemplare vor, auf deren Vorderflügel die dunkle Mittelbinde mehr oder weniger erlischt oder doch reduziert erscheint. Standfuß kreuzte diese Form mit der Stammform und erhielt folgendes Resultat. In 2 Fällen war die gesamte Brut normal. In einem 3. fand sich unter 69 Faltern ein Weibchen, das „schwach abweichend" war. Im 4. ergab die Zucht 52 normale Nachkommen und ein dem variierenden Typus sehr ähnliches Weibchen. Standfuß kreuzte ferner 2 in der genannten Richtung variierende Stücke und erhielt 81 Nachkommen, davon gehörten ein Männchen und ein Weibchen einer Zwischenform zwischen der variierenden und der Grundform an und ein Pärchen war dem elterlichen variierenden Typus recht ähnlich. Die Experimente wurden mit den durch Zucht erhaltenen fluktuierenden Varietäten noch 2 Jahre lang fortgesetzt und dabei eine kleine Zunahme der variierenden Individuen, sowie eine Zunahme des Grades der Variabilität unter der erhaltenen Brut konstatiert.

Standfuß prüfte ferner das Verhalten zahlreicher Lokalrassen, deren Verwandtschaft untereinander in den einzelnen Fällen recht verschieden war. Eine Gruppe bilden Rassen von *Dilina tiliae*, *Saturna pavonia* und *Epicnaptera ilicifolia* (Standfuß, 1909) aus verschiedenen Gegenden von Europa. Alle wiesen morphologische Unterschiede auf; eine physiologische Divergenz, die bei der Zeugung zum Austrag gekommen wäre, zeigte sich dagegen in allen diesen Fällen nicht. Die erhaltenen Mischlingsbruten bildeten regelmäßig eine individuell zwischen den Ursprungsrassen pendelnde Zwischenserie.

Weniger eng als bei den eben besprochenen Rassen ist die Verwandtschaft offenbar bei *Callimorpha dominula* und ihrer südalpinen var. *persona*, sowie bei *Spilosoma rustica* aus Graubünden, Calabrien und Rumänien und ihrer var. *mendica* vom Nordhang der Alpen, aus Frankreich und Deutschland. Denn die nach der Kreuzung abgelegten Eier ergaben in gewissen Fällen nicht durchweg Räupchen; der Eierschatz der weiblichen Rassenmischlinge blieb beträchtlich hinter dem normalen Quantum zurück; endlich ließ sich eine Divergenz des Duftes nachweisen, den die Weibchen zur Anlockung der Männchen ausströmen. Die Mischlinge sind

nach Standfuß (1896) in beiden Fällen sehr variabel mit starker Hinneigung zur Grundform.

Sehr stark ist die physiologische Divergenz zwischen *Smerinthus populi* und seiner nordafrikanischen var. *austauti*. Die Zahl der ausschlüpfenden Eier ist bei Kreuzungen schon recht gering und unter den Mischlingen finden sich neben Weibchen mit fast normaler Eierzahl solche, die ausschließlich kleine, missgebildete, nicht entwickelungsfähige Eier enthalten, ja sogar einige mit vollkommen leeren Ovarien. Und auch der Hode der männlichen Mischlinge zeigt allerlei Grade von Verkümmerung. Auch ließen sich an den Begattungsorganen der beiden Formen deutliche Unterschiede nachweisen. Standfuß (1909) kreuzte auch die Mischlinge der beiden Formen untereinander, die sich aber als sehr wenig fruchtbar erwiesen. Die abgelegten Eier ergaben 41—83 % Raupen, von denen aber bloß 4—14 % zur Verpuppung gelangten. Zur Zeit des Druckes von Standfuß' Publikation waren 3 Falter geschlüpft und zwar 1 gynandromorphes Individuum und 2 sehr kleine Weibchen mit verkümmerten, absolut leeren Ovarien. Über das Aussehen der Kreuzungsprodukte von *S. populi* und *S. populi* var. *austauti* sagt Standfuß: sie pendeln zwischen den beiden Ursprungsrassen, stehen aber überwiegend der erdgeschichtlich älteren, *S. populi*, näher.

Standfuß (1909) zählt ferner eine Reihe von Artkreuzungen auf, bei denen die Verhältnisse noch sehr ähnlich sind, wie bei der zuletzt besprochenen Varietätenkreuzung. Namentlich die Bastarde von *Drepana curvatula* × *falcataria* und *Pygaera pigra* × *curtula* verhalten sich sehr ähnlich wie die von *Smerinthus populi* × var. *austauti*. Auch unter ihnen finden sich noch Weibchen mit fast normalem Eierschatz, daneben wieder alle Übergänge bis zu solchen mit absolut leeren Ovarien. Aus den nach der Paarung der Bastarde abgelegten Eiern schlüpften in den günstigsten Fällen nur 5—11 % Raupen, die aber sämtlich vor der Verpuppung starben. Ich brauche wohl nicht besonders hervorzuheben, dass die Bastarde der beiden Spezies intermediär sind.

Hier liegt also wirklich ein ausreichendes und dazu genau kontrolliertes Material vor. Hier haben wir tatsächlich eine ganze Stufenfolge von leichter, noch kaum erblicher Variation bis zur guten Spezies. Namentlich *Smerinthus populi* var. *austauti* zeigt uns wirklich das, was Plate irrtümlicherweise von dem einen Bastard von Iltis und Frettchen behauptet, „das Stadium eines Überganges von einer Varietät in eine Art." Und alle die von Standfuß aufgedeckten Etappen der Artbildung zeigen ausnahmslos die intermediäre Vererbung. Nirgends gibt es auch nur eine Andeutung von exklusivem Verhalten der Varietätenmerkmale. Standfuß ist aber zugleich derjenige Zoologe, der am meisten Vererbungs-

experimente mit Mutationen von wilden Tieren angestellt hat. Aber während seiner langjährigen Beobachtungen hat er nie eine physiologische Divergenz zwischen Mutanten und Stammform feststellen können: weder versagten jemals Eier, noch erwies sich die Brut weniger fortpflanzungsfähig als die Eltern. Die Mutationen sind also, wie Standfuß treffend bemerkt, nur „Undulationen im Rahmen der Art".

Sprechen demnach alle Tatsachen eindeutig dafür, dass für die Artbildung nur die intermediäre Vererbung in Betracht kommt, so hat man den Versuch gemacht, das Vorkommen derselben überhaupt zu leugnen. Lang (1906) versucht, sie einfach durch Polyhybridismus zu erklären und so unter den Geltungsbereich der Mendel'schen Regeln zu bringen. Ich hatte es in meiner vorigen Arbeit nicht für nötig gehalten, diese eigenartige, leicht zu widerlegende Auffassung zu erwähnen; da Lang (1910) in einer neuen Arbeit aber auf sie zurückkommt, so muss ich doch etwas ausführlicher auf sie eingehen. (Schluss folgt.)

Über den verschiedenen Typus von Metabolismus bei den embryonischen Eiern des Kaninchens.

(Blastomeren mit Lezithinkörperchen und Blastomeren mit Fettsäurekristallen.)

Von Prof. A. Russo, Catania.

Die Tatsache, auf die ich kurz hinweise, ist ein neues und evidenteres Dokument über das, was ich in einer Abhandlung[1]) vorgeführt habe und zwar, dass bei dem Kaninchen zwei Arten Eier existieren, die sich durch einen speziellen metabolischen Typus auszeichnen. In vorhergegangenen Veröffentlichungen[2]) habe ich dieses Phänomen detailliert, indem ich feststellte, dass die Eier, bei welchen die Lezithinkörperchen fehlten, statt dessen Fettsäurekristalle enthielten, welche sich aus dem Zerfall des Lezithins, die durch die disassimilative Tätigkeit der ganzen Eibildung bewirkt wurde, gebildet hatten.

Eine Einwendung gegen eine solche Tatsachenfeststellung wäre möglich und zwar, dass die Eier, welche die Fettsäurekristalle enthalten, entartet seien und daher nicht in die Eileiter gelangen können, um befruchtet zu werden.

Falls dies wahr wäre, so würde auch die mir vor einigen Jahren von Heape[3]) gemachte Kritik gerechtfertigt gewesen sein, eine Kritik,

1) Russo, A. Studien über die Bestimmungen des weiblichen Geschlechtes. G. Fischer. Jena 1909.

2) Russo, A. Über den verschiedenen Metabolismus der Kanincheneier und ihren Wert für das Geschlechtsproblem. Biolog Centralbl. Bd. XXXI, 1911.

3) Heape, W. Note on Russo's attempt to show differentiation of sex in the ovarian ova of the Rabbit. Proceedings of the Cambridge. Phil. Soc. 1908.

die ich aus verschiedenen Gründen als unbegründet darstellte, die aber dessenungeachtet aufrecht erhalten werden könnte, um wenigstens die von mir angedeuteten Eier als des disassimilativem Metabolismus verdächtig erscheinen zu lassen.

Um diese Streitfrage, von größter Wichtigkeit für den Weg, auf den ich meine Forschungen über das Geschlechtswesen basiere, besser zu beleuchten, d. h. die Bedeutung von normalen Eier den Eiern, die als entartet angesehen werden, wieder zu geben, waren

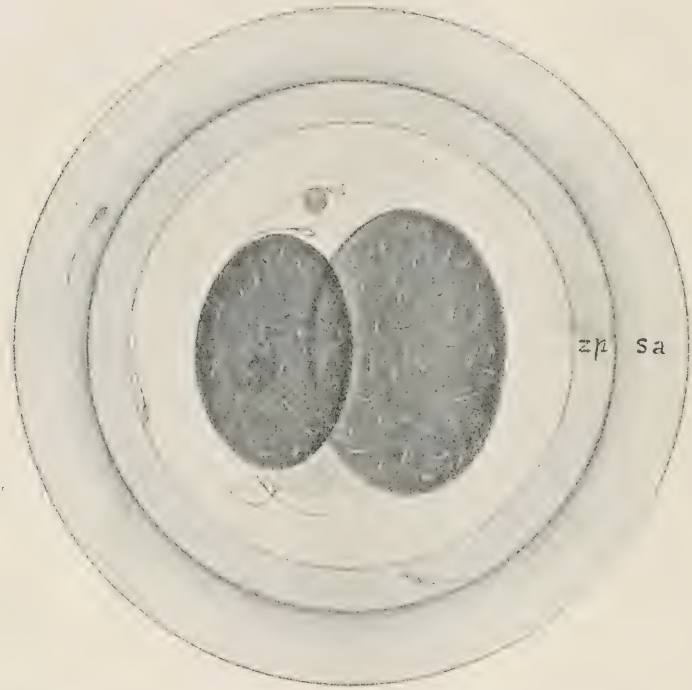


Fig. 1. Stadium von 2 Blastomeren mit Fettsäurekristallen in dem linken Eileiter eines Kaninchens gesammelt, getötet nach 24 Stunden post coitum. *sa* Eiweißmantel. *zp* Zona pellucida.

meine letzten Untersuchungen der Erforschung derjenigen Eier zugewendet, die bereits in die Eileiter gelangt waren und, weil schon befruchtet, anfingen sich zu teilen.

Zu diesem Zwecke hielt ich gemäß der Angaben in den Abhandlungen von van Beneden, van Beneden und Julin, Sobotta u. a. neueren Datums, einige weibliche Kaninchen mit einem Männchen in Wärme und als ich davon überzeugt war, dass die Begattung vor sich gegangen war, tötete ich sie nach 12—24—40 Stunden. Um die embryonischen Eier aus den Eileitern austreten zu lassen, spritzte ich in dieselben von der Seite des Gebärmutter-

hornes physiologische Lösung und sammelte die Flüssigkeit, welche aus der Öffnung der Tube tröpfelte, auf zwei oder drei Uhrgläser.

Angesichts der Schwierigkeiten, die mit der Untersuchung des Materials verbunden sind, habe ich bis jetzt nur wenige Stadien prüfen können; diese genügen jedoch, um mit der größten Klarheit zu zeigen, dass sich in den Eidottern geteilte Eier mit Kristallen und Lezithinkörperchen befinden. Besser als jegliche Beschreibung beweisen diese meine Angabe die Abbildungen, die ich hier beifüge.

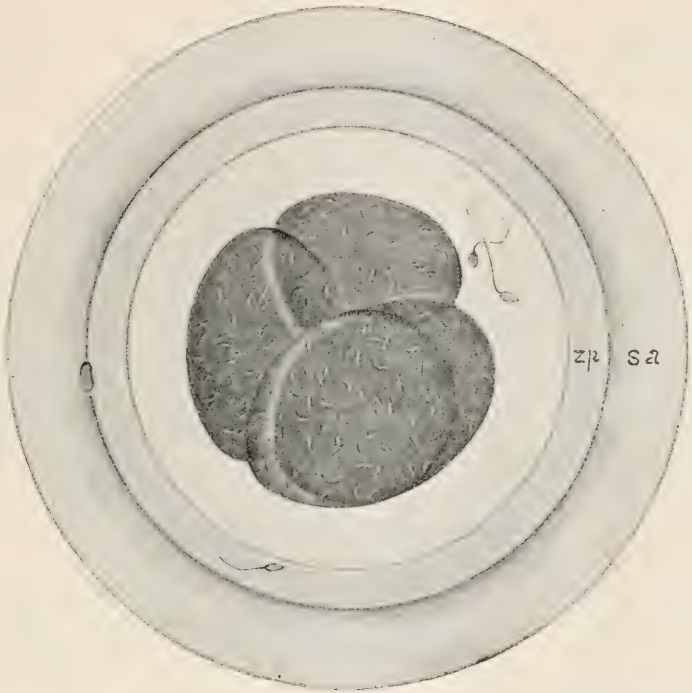


Fig. 2. Stadium von 4 Blastomeren mit Fettsäurekristallen in dem Eileiter nach 29 Stunden post coitum gesammelt.

Dieselben stellen Stadien mit zwei und vier Blastomeren dar, welche voll von Kriställchen sind, ähnlich denen, die man in den reifen Eiern bemerkt hat, jedoch noch in den Follikeln. Die bisher in den Blastomeren gefundenen Kristalle sind vereinzelt und im ganzen Eidotter zerstreut, sie bilden daher nicht jene Anhäufungen, die der Bildung des Fettes vorhergehen und welche das Ei zur fettigen Entartung führen. Diese Tatsache führt uns darauf hin, anzunehmen, dass die katabolischen Eier, deren Katabolismus durch Kristalle von Fettsäure bezeugt wird, bei Beginn eines solchen metabolischen Prozesses normal befruchtet werden können. Wenn der katabolische Prozess vorgeschritten ist, können die Eier noch befruchtet

werden, aber in diesem Falle werden sie unserer Meinung nach nur tote Embryonen geben. Auf diesen Punkt glaube ich indessen mit speziellen Beobachtungen bestehen zu müssen.

Unabhängig davon bemerkt man in den Eileitern sowie auch in den zerteilten Eiern, deren Blastomeren Kristalle enthalten, auch solche, die deren ganz entmangeln und anstatt derselben Lezithinkörperchen enthalten. Wir haben diese Verschiedenheit der Bauart mit den schärfsten Vergrößerungen sowohl bei natürlichem als auch

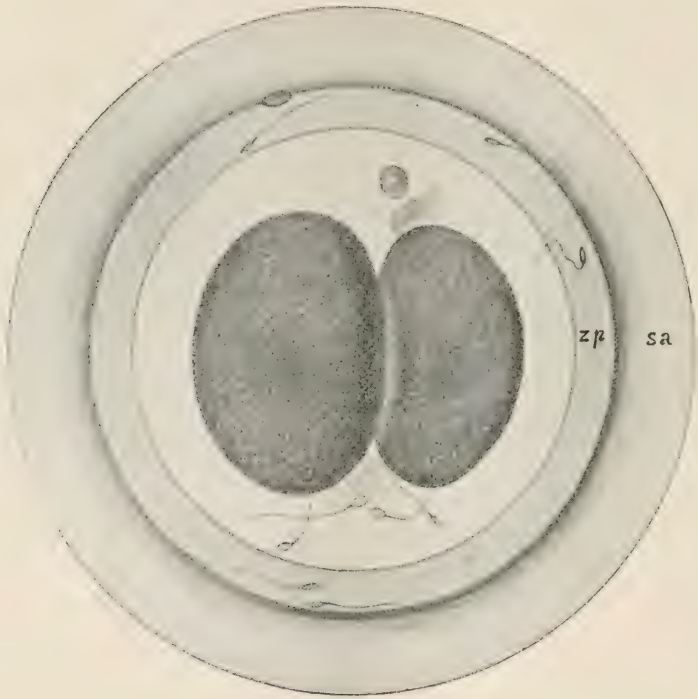


Fig. 3. Stadium von 2 Blastomeren ohne Kristalle, in welchem man nur das Netz, das die Vakuolen limitiert, beobachtet. Gesammelt 24 Stunden post coitum in dem rechten Eileiter desselben Kaninchens, in welchem sich das Ei in dem Stadium, wie es in Fig. 1 dargestellt ist, befand.

künstlichem Licht geprüft, es liegt daher kein Zweifel vor, dass man gleichzeitig in den Eileitern embryonische Eier mit oben angeführten Eigenschaften finden kann.

Es ist nicht leicht, die Kristalle in frischem Zustande zu beobachten. Nach nicht wenigen Versuchen ist uns dies gelungen, geleitet von der Beobachtung, welche vorher in fixierten und geschnittenen Präparaten gemacht wurde. Für den, der dies beobachten will, rate ich, sich des künstlichen Lichtes mit dem Auer'schen Brenner zu bedienen und nach Konvenienz die Beleuchtung des Apparates zu regulieren. Die Eier wurden vorher den

Dämpfen der Osmiumsäure ausgesetzt, bis sie eine leicht grauliche Farbe angenommen hatten und in neutrales Glyzerin eingeschlossen. Um sich in der Erkennung besagter Kristalle zu üben, ist es ratsam, sie auch vorher direkt aus Merck'schem Lezithin darzustellen. Diese in der Tat zersetzt sich sofort, nachdem sie für einige Zeit der Luft ausgesetzt ist oder besser in einem Thermostate von einer Temperatur über 40°, so dass man im Mikroskop zahlreiche Fettsäurekristalle, ähnlich denjenigen, welche sich in den Eiern des Kaninchens vorfinden, beobachten kann.

In den Schnitten habe ich sie speziell nach Fixierung mit Benda-Flüssigkeit beobachten können. Nicht immer gelingt es jedoch, mit dieser Methode sie zu fixieren, da sie oft aufgelöst und entfernt sind. Ich glaube, dass diese Tatsache der Fixierungsflüssigkeit zuzuschreiben ist, vielleicht der mehr oder weniger größeren Quantität der Essigsäure, welche man mit der Chrom- und Osmiumsäure vereinigt. Vielleicht auch durch den mehr oder weniger verlängerten Aufenthalt in dem Alkohol, dem Schwefelkohlenstoff und dem Xylol oder auch aus anderen unbestimmbaren Ursachen.

Duesberg, welcher die embryonischen Eier des Kaninchens zerschnitt, versicherte mir auf meine analoge Anfrage hin, dass er niemals Kristallformen in den aufgelösten Eiern gesehen habe. Ich wiederhole jedoch, dass dies von der leichten Auflösung der Fettsäurekristalle in den verschiedenen Reagentien, welche man anwendet, abhängt, indem man der Benda'schen Methode folgt.

Diese Kristalle waren übrigens von niemanden mit Bestimmtheit in den Eiern des Eierstockes des Kaninchens bemerkt worden, wenn man die wenigen und unvollkommenen Beobachtungen von Limon ausschließt. Nichtsdestoweniger kann deren Existenz und deren chemische Bauart nach den von mir diesbezüglich gemachten Forschungen nicht in Zweifel gezogen werden.

Wir haben uns indessen den Einwand vorgelegt, ob es nicht möglich sei, dass die embryonischen Eier, die vollständige Embryonen geben werden, nicht allein die wären, die Lezithinkörperchen enthalten, während die anderen, die Fettsäurekristalle enthalten, zu sterben bestimmt sind und daher tote Embryonen geben.

Diese Eventualität halten wir aus verschiedenen Gründen für nicht gerechtfertigt:

I. Weil die Zahl der aus den Eileitern ausgespülten Eier, die der Zahl der gelben Körper gleichkommt, in den geprüften Fällen mit der Durchschnittsanzahl der Jungen, welche die Kaninchen werfen, übereinstimmt, so z. B.: In einem Kaninchen, mit dem Männchen begattet und nach 24 Stunden getötet, hat man auf der Oberfläche der beiden Eibehälter sieben gelbe Körper, drei an der linken und vier an der rechten Seite gefunden und analog befanden

sich in dem linken Eileiter drei Eier, geteilt in zwei Blastomeren mit Fettsäurekristallen und in dem rechten vier Eier, die in demselben Stadium die Lezithinkörperchen enthielten. Die Annahme, dass in diesem Falle nur die Eier des rechten Eileiters fähig wären, lebende Embryonen zu produzieren, könnte darauf schließen lassen, dass diejenigen des linken Eileiters nur tote gäbe. Dies steht jedoch im Widerspruch mit den Beobachtungen, welche täglich bei gebärenden Kaninchen gemacht wurden, die man nach Verlauf der Schwangerschaft tötete, bei denselben lebende und komplette Embryonen, sei es im rechten, sei es im linken Gebärmutterhorne, gefunden wurden.

II. Weil sowohl die eine als auch die andere Art Eier mit Ausnahme der verschiedenen Produkte ihres Metabolismus, beide von der Zone pellucida und dem Mantel von Eiweiß, zwischen welchen Teilen verschiedene Spermatozoen eingeschlossen sind, normal bekleidet sind.

Aus den angeführten Untersuchungen kann man den Schluss ziehen, welcher nach meiner Meinung einer gewissen Bedeutung nicht entbehrt:

1. Dass es ein Irrtum ist, anzunehmen, dass nach der willkürlichen Meinung von Heape die Eier, welche der Lezithinkörperchen beraubt sind und Fettsäurekristalle enthalten, als entartet anzusehen sind, denn auch diese Eier sind fruchtbar und wurden von mir bis jetzt in den Eileitern bis zum Stadium von vier Blastomeren beobachtet.

2. Dass die Ursache des Geschlechtes bei den Säugetieren in dem charakteristischen Stoffwechsel der Eier zu suchen ist, welchen man in den ersten Phasen des Embryos verfolgen kann.

3. Dass die von mir in dieser und anderen vorhergehenden Veröffentlichungen aufgeführten Tatsachen den besten Beweis liefern, der Meinung der zeitgenössentlichen Biologen entgegen, speziell der englischen Schule, welche wie Castle[4]) mit ungebräuchlichem Eifer von Polemik sich kürzlich alle Mühe gegeben hat, zu behaupten, dass die Ursache des Geschlechtes von einer hypothetischen Vereinigung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen abhängig sei[5]) und daher dem Mendel'schen Gesetze folge.

Catania, 10. Januar 1911.

4) Castle, W. E. Russo on sex-determination and artificial modification of the Mendelian ratios. American Naturalist, July, 1910.

5) Boveri, welcher der kühnste und genialste Forscher der Chromosomen und daher ein außer Verdacht stehender Richter ist, neigt schon zu einem Einklang mit mir zwischen den Resultaten meiner Erforschungen über den Metabolismus der Eier und der Menge der chromatischen Substanz der Geschlechtszellen, um eine rationellere und weniger willkürliche Auslegung für das Phänomen des Geschlechtes zu geben (cf. Ch. Boveri, Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung. Sitzungsber. d. Physik.-Med. Gesellsch. Würzburg 1909).

Zur Frage der Schlafstellungen der Fische.

Von B. Romeis.
(Aus dem histologisch-embryologischen Institut München.)

Vor kurzer Zeit erschien im Biolog. Centralblatt (Bd. XXXI, S. 41) eine Arbeit von Dr. F. Werner über die Schlafstellungen der Fische. Der Verfasser macht in dem Artikel auf die eigentümlichen Stellungen aufmerksam, die er einige Fische, *Amiurus nebulosus*, *Misgurnus fossilis* und *Cobitis taenia* einnehmen sah; er deutet dieselben als Schlafstellungen.

Die interessanten Ausführungen Werner's veranlassten mich, eine Beobachtung, die ich vor einigen Monaten über eine ähnliche Stellung bei Fischen gemacht hatte, nochmals von diesem Gesichtspunkte aus nachzuprüfen und an dieser Stelle mit einigen Zeilen darüber zu berichten.

Es handelt sich in diesem Falle um eine kleine Zierfischart, welche infolge ihrer eigentümlichen Brutpflege den Namen „Maulbrüter" trägt. (*Paratilapia multicolor*). Die Weibchen nehmen den frischabgelegten und befruchteten Laich ins Maul und behalten ihn solange darin, bis die Eier ausgebrütet sind. Wenn sich die Embryonen zu kleinen Fischchen entwickelt haben, so spuckt sie das Weibchen aus, um sie jedoch während der ersten Lebenstage jedesmal am Abend wieder einzufangen und sorglich in die Mundhöhle aufzunehmen.

Die von mir beobachteten Maulbrüter befinden sich nun in einem mittelgroßen Bassin, das mit *Vallisneria* und *Ludvigia* ziemlich dicht bepflanzt ist. Die letztgenannten Wasserpflanzen reichen bis nahe unter den Wasserspiegel, unter dem sie sich mit ihren kräftigen Stengeln der Fläche nach ausbreiten. Zu gewöhnlichen Zeiten halten sich die Fische meist am Boden des Aquariums auf und kommen nur dann an die Oberfläche, wenn sie gefüttert werden. Auch während der Brunstzeit tritt in diesem Verhalten keine Änderung ein. Erst wenn abgelaicht ist und das Weibchen die Eier in sein Maul aufgenommen hat, pflegt sich seine Lebensweise zu ändern. Es hält sich dann mit Vorliebe an der Oberfläche auf und sucht sich hier eine Stelle, an der sich mehrere *Ludvigia*-Stengel übereinanderlegen, um mit ihren doppelständigen Blättern ein ziemlich dichtes Pflanzendach bilden. An dieses schwimmt das Weibchen heran und schiebt sich dann langsam und vorsichtig auf die Oberfläche des Blätterlagers. Dann stellt es auf einige Augenblicke das lebhafte Spiel der Flossen ein, schwimmt nun neuerdings noch ein wenig nach dieser oder jener Seite und erst wenn es das geeignete Plätzchen gefunden hat, falten sich die Flossen zusammen und nur die regelmäßigen Bewegungen der Kiemendeckel überzeugen den Beobachter, dass noch Leben in dem kleinen Körper

ist. So bleibt der Fisch dann $^1/_2$ bis 2 Stunden ruhig liegen. Dabei ist er oft ganz schräg auf seine Breitseite gelagert und so dicht unter dem Wasserspiegel, dass oft die Rückenflosse und ein Teil des Rückens aus dem Wasser herausragen. Die Kiemenbewegungen sind etwas verlangsamt. Das Zusammenrollen, das Werner bei dem nordamerikanischen Zwergwels beschreibt, konnte ich bei meinem Untersuchungsobjekt nicht beobachten. Indessen scheint der Maulbrüter, während er diese Stellung einnimmt, nicht oder wenigstens nicht sehr fest zu schlafen, da er durch rasches Nähern irgendeines Gegenstandes oder durch ein Geräusch zu schleuniger Flucht bewogen wird. Oft sucht er sich ein sonniges Plätzchen. Dass es sich aber bei dieser Fischart dabei nicht lediglich um ein „Sonnen" handelt, wie es Werner für einige Fische, die sich auf der Oberfläche des Wassers treiben lassen, sicher mit Recht angibt, dagegen scheint mir zu sprechen, dass unser Fisch auch an trüben Tagen und zu Zeiten, in denen die Sonnenstrahlen das Bassin nicht treffen, die beschriebene Lage einnimmt. Man könnte weiterhin daran denken, dass das Weibchen sich vor dem Männchen verstecken möchte, da dieses, sobald es das erstere erspäht, es während der Brutzeit unausgesetzt umherjagt und verfolgt; doch führte das Herausnehmen des Männchens keine Änderung im Verhalten des Weibchens herbei. Endlich kann auch Sauerstoffmangel nicht zur Erklärung dieses eigenartigen Verhaltens herangezogen werden, da das Bassin gut durchlüftet und reichlich bepflanzt ist.

Ich sehe mich daher veranlasst, bei dem vorliegenden Objekt eine andere Interpretation zu suchen. Wenn man sieht, wie das Weibchen während der Brutpflege jegliche Nahrungsaufnahme verweigert, außer etwa den mit dem Atemwasser eingeschluckten Protozoen und kleinsten Lebewesen, so muss man annehmen, dass es während dieser Zeitdauer — also etwa 14 Tage hindurch — von den in seinem Körper angesammelten Fett- und Eiweißstoffen zehrt. Und in der Tat ist es am Ende dieser aufopfernden Pflegezeit ganz schlank und abgemagert. Da aber durch Flossen- bezw. Muskelbewegungen der Stoffwechselumsatz gesteigert wird, wodurch die Kräfte des Fisches also früher erschöpft werden könnten, sucht er infolge seiner rascher erfolgenden Ermüdung instinktiv eine Haltung einzunehmen, die ihm Ruhe und Erschlaffen der Muskeln ermöglicht.

Ich deute demnach die eben beschriebene Stellung als eine instinktiv zugunsten einer größtmöglichsten Ökonomie im Stoffwechsel eingenommene Position und es wäre deshalb hierfür die allgemeinere Bezeichnung „Ausruhstellung" angezeigt.

In diesem Zusammenhang möchte ich noch eine kurze Bemerkung über das Verhalten des Fisches bei Nachtzeit anfügen. An-

geregt durch die Arbeit von Werner habe ich mehrmals versucht, die von ihm beschriebenen Schlafstellungen vielleicht auch bei dieser Fischart vorzufinden. Ich konnte jedoch bei meinem Objekt nur ein von den Werner'schen Versuchsbefunden abweichendes Benehmen feststellen. Die Maulbrüter gehen bei Nacht auf den Boden des Behälters herunter und liegen auf der Bauchseite, in dem sie sich mit dem regungslos breit ausgespreizten Bauch- und Brustflossen aufstützen. Sie machen nicht die kleinste Flossenbewegung. In dieser Stellung scheinen sie fest zu schlafen, da sie auf nicht allzustarke Lichteinflüsse oder Geräusche nicht oder nur sehr träge reagieren.

Die Enzyme und ihre Wirkung.

Von J. Rosenthal.

Unter den Problemen, welche das Interesse der heutigen Biologie in Anspruch nehmen, steht das der Enzyme vornean. Zahlreiche Erscheinungen der Physiologie und Pathologie lassen sich auf enzymatische Vorgänge zurückführen. Und dennoch ist uns das Wesen dieser Vorgänge selbst noch vollkommen dunkel.

Nach der allgemein anerkannten Definition sind Enzyme chemische Körper, welche durch ihre Gegenwart in anderen chemischen Substanzen Reaktionen anregen, ohne sich selbst an diesen Reaktionen zu beteiligen. Auf diese Weise soll es erklärt werden, warum die absolute Menge der bei jenen Reaktionen gebildeten Endprodukte nicht in einem konstanten Verhältnis zu der Menge des die Zerlegung bewirkenden Enzyms steht, so dass z. B. eine minimale Menge von Diastase unbegrenzte Mengen von Stärke in Dextrin und Zucker umzuwandeln vermag.

In vielen Beziehungen hat die Wirkung der Enzyme Ähnlichkeit mit derjenigen der Katalysatoren, welche gleichfalls durch ihre bloße Anwesenheit, d. h. ohne sich selbst an den Reaktionen zu beteiligen, chemische Veränderungen einleiten oder doch ihren Ablauf beschleunigen. Aber diese Analogie hilft wenig oder nichts zur Aufklärung darüber, wie eigentlich die Wirkung der Enzyme zustande kommt, da wir eben über die Wirkungsweise der Katalysatoren auch nichts Genaueres anzugeben imstande sind.

In manchen Fällen freilich scheint der Katalysator die Rolle eines „Übertragers“ zu spielen. Es kommen wirklich chemische Verbindungen zustande, die aber gleich wieder zerfallen, derart, dass derselbe Vorgang sich immer wieder von neuem abspielen kann. Vielleicht verhalten sich auch unter den Enzymwirkungen einige auf diese Weise, doch passt ein solcher Erklärungsversuch sicher nicht auf alle unter dem Begriff „Enzymwirkung“ zusammengefassten

Vorgänge, so dass wir für die meisten uns immerhin nach einer anderen Erklärung umsehen müssen[1]).

Durch die Untersuchungen von Pasteur über die Gärung galt es eine Zeitlang als ausgemacht, dass die spezifische Wirkung der Hefe an die Lebenstätigkeit der Saccharomyceszellen gebunden sei. Da jedoch nachweislich die Zellen tierischer und pflanzlicher Organismen und ebenso einzellige Lebewesen, wie Bakterien u. a., Enzyme produzieren, welche auch außerhalb der Zellen ihre spezifische Wirkung auszuüben vermögen, so kann die früher übliche Einteilung in geformte und ungeformte Fermente, für welche letztere seit W. Kühne der Name Enzyme allgemein in Aufnahme gekommen ist, fallen gelassen werden. Ob die Enzyme im Innern der Zellen, in denen sie entstehen, oder außerhalb der Zellen, nachdem sie von diesen abgeschieden worden sind, ihre Wirkung entfalten, ist nicht von wesentlicher Bedeutung für unsere Auffassung von ihrem Wesen. Nachdem endlich Marie Manassein und E. Buchner gezeigt haben, dass man auch aus den Hefezellen durch Zerreiben und Auspressen unter hohem Druck einen Saft gewinnen kann, welcher das wirksame Enzym, die Zymase, in Lösung enthält und ebenso wie die lebenden Hefezellen Zucker in Alkohol und Kohlendioxyd zu spalten vermag, hat sich ganz allgemein die Ansicht Geltung verschafft, dass zwar die Bildung der Enzyme[2]) in den lebenden Zellen stattfindet, ihre Wirkung aber unabhängig davon sowohl innerhalb wie außerhalb der Zellen vor sich gehen kann.

Ein großer Teil aller Enzymwirkungen lässt sich als hydrolytische Spaltung auffassen, wie sie auch ohne Enzyme durch physikalische und chemische Einwirkung zustande kommt. Während aber diese Eingriffe, Einwirkung überhitzten Wasserdampfs, Kochen mit Säuren u. s. w. alle möglichen nach Art der Anhydride oder Ester zusammengesetzten Stoffe in ihre Komponenten zu spalten vermögen, zeigen die Enzyme die besondere Eigentümlichkeit, dass jedes von ihnen nur einen bestimmten Stoff oder eine Gruppe von Stoffen zerlegen kann. E. Fischer hat dieses Verhältnis durch den Vergleich anschaulich gemacht, dass das Enzym zu dem zerlegbaren Körper passen muss wie der Schlüssel zu dem Schloss. So schön das Gleichnis ist, so vermag es doch leider keine weitere Einsicht in die Art der Wirkung zu geben. Im Gegenteil, das Ver-

1) Hier wären auch die Erklärungsversuche zu erwähnen, welche Herr Ehrlich für die Toxine und Antitoxine durch Annahme von chemischen Bindungen und Zerlegungen dieser Bindungen zu einem System ausgebaut hat, welches eine große Zahl hochwichtiger Erscheinungen in schönster Weise darzustellen ermöglicht. Ich gehe jedoch nicht weiter auf sie ein, da von ihnen das im Text Gesagte gleichfalls gilt.

2) Oder doch ihrer Vorstufen, der sogen. Zymogene, welche erst, wie man sagt, aktiviert werden müssen, damit die eigentlich wirksamen Enzyme entstehen.

ständnis einer so ins einzelne spezialisierten Wirkung wird dadurch nur noch schwieriger.

Obgleich die enzymatischen Prozesse, soweit unsere Kenntnis reicht, mit sehr geringer, teils positiver, teils negativer Wärmetönung verlaufen, glaube ich doch annehmen zu dürfen, dass zu ihrer Einleitung stets eine Zufuhr von Energie von außen notwendig ist. Denn zu allererst muss ja eine Zerlegung des Lösungswassers in seine Ionen und die Spaltung der durch ein O-Atom gekuppelten Teilbestandteile des komplizierten Stoffes vor sich gehen. Wenn dann durch Anlagerung der H- und OH-Ionen an diese Teilbestandteile Wärme frei wird, so kommt es lediglich darauf an, ob dieser Wärmebetrag größer oder kleiner ist als der Betrag der im ersten Akt verbrauchten Wärme. Im ersten Falle wird der Prozess im ganzen als exothermischer, im zweiten als endothermischer verlaufen. Aber auch im ersten Fall wird die dabei freiwerdende Energie sehr gering sein. Sie kann trotzdem genügen, um den Prozess weiterzuführen, vorausgesetzt, dass die in jedem Augenblick freiwerdende Energie nicht durch Abkühlung oder sonstwie nach außen verloren geht. Wenn dagegen der ganze Vorgang endothermisch verläuft, so bedarf es der stetigen Zufuhr von Energie von außen, wenn der Prozess nicht zum Stillstand kommen soll.

Nach alledem ist es verständlich, warum alle enzymatischen Prozesse immerhin sehr langsam verlaufen und unter ungünstigen Umständen, z. B. bei sehr niedrigen Temperaturen ganz zum Stillstand kommen. Das ist bei den meisten der uns bekannten Vorgänge bei Temperaturen in der Nähe des Gefrierpunkts des Wassers der Fall, während bei Temperaturen von etwa 40° C. meistens ein Maximum der Wirkung, d. h. die größte Geschwindigkeit im Ablauf der Erscheinungen beobachtet wird. Dass bei noch höheren Temperaturen wieder eine Abschwächung der Wirkung auftritt, muss wohl auf eine Veränderung in der chemischen Konstitution der Enzyme selbst zurückgeführt werden. Beim Erhitzen auf etwa 70° werden die meisten von ihnen dauernd unwirksam.

Von chemischer Konstitution der Enzyme wissen wir vorläufig so gut wie nichts. Kein einziges Enzym konnte bisher in einigermaßen reiner Form, frei von Beimengungen dargestellt werden, und wo dies einigermaßen möglich ist, sind die gewonnenen Mengen immer so gering, dass selbst die ungefähre Feststellung ihrer chemischen Natur und ihrer physikalischen Eigenschaften auf die größten Schwierigkeiten stößt. Das ist sehr bedauerlich. Denn wüsste man etwas mehr von bestimmten, allen Enzymen gemeinsamen Eigenheiten der chemischen Konstitution, so könnte man vielleicht daraus Schlüsse auf die besondere Art ihrer Wirkung ziehen.

Es wurde schon darauf hingewiesen, dass man bei einigen der enzymatischen Vorgänge in Analogie zu anderen bekannten Vor-

gängen die Annahme gemacht hat, dass dabei chemische Verbindungen entstehen und wieder zerlegt werden, so dass das Enzym als „Übertrager" dient. Diese Vorstellung passt jedoch nur für einige der bekannten Fälle und lässt uns bei anderen vollkommen im Stich. Im Gegensatz zu dieser, wenn ich so sagen darf, chemischen Hypothese über die enzymatischen Vorgänge ist schon vor langer Zeit, namentlich durch J. v. Liebig und Nägeli eine mehr physikalische Vorstellung vorgetragen worden. Danach sollen die in lebhaften Schwingungen befindlichen Atome der Enzyme ihre Bewegung auf die Molekeln der zu zerlegenden Stoffe übertragen und diese durch die Steigerung der Atomschwingungen zum Zerfall bringen.

Ich habe bei der Formulierung dieser Hypothese ihr eine Form gegeben, welche sie den jetzt geltenden Anschauungen über den Molekularzustand aller Materie einigermaßen anpasst. In der ursprünglichen Form leidet sie allerdings an dem Mangel jeder näheren Bestimmtheit. Liebig sagt nur, dass Stoffe, welche „in lebhaftem Zerfall begriffen" seien, diesen Zerfall auch auf andere ähnliche Stoffe übertragen. Er hatte dabei die Vorgänge der Fäulnis im Auge, bei denen es ja bekannt genug ist, dass ein geringer Zusatz faulender Substanz zu frischem, noch nicht faulendem Stoff auch diesen in Fäulnis zu versetzen und damit zum Zerfall bringen kann. Dass es sich dabei um die Wirkung von Bakterien handelt, welche mit der zugefügten Masse in die Mischung hineingebracht werden, konnte er nach dem damaligen Stand der Kenntnis nicht wissen. Er versucht auch gar nicht eine Antwort darauf zu geben, wie der „Zerfall" in der ursprünglichen Substanz zustande kommen soll. Immerhin steckt doch in seiner Darstellung ein entwickelungsfähiger Kern, dessen Brauchbarkeit für eine Theorie der Enzymwirkungen der Prüfung bedarf. Man braucht nur statt „Zerfall" Energie der Molekularbewegung zu sagen, so kommt man zu Anschauungen, welche ganz dem Geiste unserer heutigen Vorstellungen von der Konstitution der Materie entsprechen. Die Fassung, welche Nägeli der Liebig'schen Hypothese gab, trägt diesen Anschauungen schon etwas mehr Rechnung.

Nach unseren heutigen Anschauungen müssen wir uns die Molekeln, aus denen wir uns alle Materie bestehend denken, in fortwährender Bewegung vorstellen. Die Geschwindigkeiten dieser Bewegungen wachsen mit steigender Temperatur. Bei den Gasen haben wir uns die Bewegungen als gradlinige vorzustellen; jede Molekel legt dabei eine größere oder geringere Wegstrecke in gerader Linie zurück, bis durch Anprall an die das Gas einschließende Wand oder durch Zusammenprall zweier Molekeln Anlass zum Wechsel der Bewegungsrichtung gegeben ist. Ähnlich müssen auch die Bewegungen sein, welche die Molekeln (oder die Ionen, in

welche die Molekeln zerfallen) einer gelösten Substanz innerhalb des Lösungsmittels ausführen. Namentlich in sehr verdünnten Lösungen tritt eine vollkommene Analogie mit den Bewegungen der Gasmolekeln auf, welche sich im „osmotischen Druck" ausprägt. Aber neben diesen Molekularbewegungen haben wir uns auch die Atome, aus denen jede Molekel besteht, innerhalb des von der Molekel eingenommenen Raums in fortwährender Bewegung zu denken. Ob wir dann noch in Weiterbildung unserer Vorstellungen die Atome selbst als Konglomerate von Elektronen zu denken haben, können wir dahingestellt sein lassen. Jedenfalls aber müssten wir uns die Molekel wie ein System von Weltkörpern vorstellen, innerhalb deren Sonnen, Planeten und Monde in fortwährender relativer Bewegung gegen- und umeinander sich befinden und die dennoch für das Auge eines außerhalb stehenden Beobachters als begrenzte und unveränderliche Einheiten erscheinen.

Für unsere ferneren Betrachtungen können wir von den Elektronen absehen und brauchen nur auf die vorausgesetzte Atombewegung innerhalb des Bereichs jeder Molekel Rücksicht zu nehmen. Handelt es sich aber um Stoffe von verwickelter chemischer Konstitution, so müssen wir zwischen den Atomen und dem ganzen Molekularkomplex noch die Zwischenstufe kleinerer Atomgruppen annehmen, deren Atome untereinander fester zusammenhängen als die einzelnen Gruppen miteinander, so dass wir jedem dieser Komplexe wiederum eine gemeinsame Bewegung innerhalb des Gesamtmolekel zuzuschreiben haben. Solche komplizierte Stoffe sind es aber, welche durch Enzyme zerlegt werden. Eines der einfachsten Beispiele bietet eine Disaccharose, etwa Maltose, deren Molekel aus zwei Glykoseresten besteht, welche durch ein zwischengelagertes O-Atom zusammengehalten werden. Bezeichnen wir der Kürze wegen den Glykoserest mit g, so würde die Maltosemolekel durch das Symbol

$$g - O - g$$

dargestellt sein, und dieser Komplex würde durch ein Enzym (Maltase) unter Wasseraufnahme in die zwei Molekeln $g - OH$ und $g - OH$ gespalten werden, wo $g - OH$ die abgekürzte Bezeichnung für die Glykosemolekel $C_6H_{12}O_6$ sein soll[3]).

In diesem Falle müssen wir uns also vorstellen, dass abgesehen von den Bewegungen des ganzen Molekularkomplexes $g - O - g$ und abgesehen von den Bewegungen der einzelnen Atome noch

3) Die Hervorhebung einer Hydroxylgruppe aus der Gesamtzahl der in der Glykosenmolekel enthaltenen Hydroxyle hat nur den Zweck, den Zerlegungsvorgang als eine hydrolytische Spaltung zu kennzeichnen. Da wir uns berechtigt glauben, alle durch Enzyme bewirkten Zerlegungen als hydrolytische Spaltungen anzusehen, kann das im Text gegebene Beispiel als Paradigma für alle von uns ins Auge gefassten Enzymwirkungen gelten.

jeder der Teilkomplexe g als ein kleineres Ganzes Bewegungen ausführt, die wir uns als Schwingungen um den gemeinsamen Schwerpunkt vorstellen können, während das die g-Komplexe zusammenkoppelnde O-Atom am Orte des Gesamtschwerpunkts als relativ ruhend zu denken ist.

Versuchen wir jetzt die Liebig-Nägeli'sche Vorstellung in unsere moderne Sprache zu übertragen, so gelangen wir zu einer Fassung folgender Art:

Enzyme sind hochkomplizierte chemische Stoffe, deren Atome oder Atomkomplexe in lebhafter Bewegung begriffen sind, so dass sie in ihren Molekeln einen beträchtlichen Energievorrat enthalten.

Bei Berührung mit anderen hochkomplizierten Stoffen kann die Energie dieser Bewegung ganz oder zum Teil auf letztere übertragen werden und die Atombewegungen in ihnen so weit steigern, dass die Affinität an bestimmten Stellen der Molekeln überwunden wird, so dass sich einzelne Atomgruppen aus dem Gesamtmolekularverband loslösen — die Körper werden gespalten.

Wir haben es also, wie wir sehen, mit zwei wohl voneinander zu unterscheidenden Hypothesen zu tun. Es soll nun unsere Aufgabe sein, zu untersuchen, ob diese Hypothesen durch andere bekannte Tatsachen genügend gestützt werden, um als berechtigte Unterlagen für weitere Spekulationen dienen zu können. Kommen wir zur Bejahung dieser Vorfrage, dann werden wir zu untersuchen haben, wie weit die Hypothesen alle bekannten Enzymwirkungen wirklich zu erklären, d. h. verständlich zu machen imstande sind.

Wir beginnen mit der zweiten Hypothese. Soll sie fernerhin als Grundlage für die Auffassung der Enzymwirkungen dienen, so müssen wir untersuchen, ob Stoffe von der Art derer, welche durch Enzyme zerlegt werden, auch durch Zufuhr irgendeiner anderen Art von Energie in ähnlicher Weise gespalten werden können. Ist dies der Fall, dann lässt sich auf dem so gewonnenen Boden weiter diskutieren. Ist es nicht der Fall, dann wird man besser tun, die Hypothese vorläufig fallen zu lassen und sich nach anderweitigen Grundlagen für die Aufklärung der Enzymwirkungen umzusehen. Soweit die bisher bekannten Tatsachen nicht ausreichen, sind sie eventuell durch neue, experimentelle Untersuchungen zu ergänzen.

Nun ist es allgemein bekannt, dass Temperatursteigerung, durch welche die Geschwindigkeit der Molekularbewegung, aber wahrscheinlich auch die Energie der Atombewegung innerhalb der Molekeln gesteigert wird, in vielen Fällen zur Störung des Atomzusammenhangs und damit zu chemischen Zerlegungen führen kann. Wir fassen Vorgänge dieser Art unter dem Namen „Dissoziation" zusammen. Ich erinnere an den Zerfall des Chlorammoniums bei

Erwärmung. Aber gerade die enzymatisch leicht zerlegbaren Stoffe sind durch bloße Wärmezufuhr schwer zu zerlegen. Es bedarf dazu längeren Kochens bei Gegenwart von Säuren oder längerer Einwirkung überhitzten Wasserdampfes. Das Gleiche gilt von der Energiezufuhr in Form von Lichtstrahlen. Auch hier kennen wir Fälle, wo durch die zugeführte Energie die Zerlegung von chemischen Verbindungen herbeigeführt werden kann, z. B. die Zerlegung von Silberchlorid u. s. w. Aber gerade die uns interessierenden Stoffe werden durch Licht nicht besonders stark zerlegt[4]).

Wenn strahlende Energie, wie sie in den Lichtstrahlen gegeben ist, derartige chemische Wirkungen hervorrufen soll, so müssen die Lichtstrahlen absorbiert werden. Einen absolut durchsichtigen Körper, durch welchen die Ätherschwingungen hindurchgehen, ohne an Energie zu verlieren, könnten sie nicht verändern. Einen solchen absolut durchsichtigen Körper gibt es aber nicht. Damit eine Wirkung eintritt, genügt es aber, dass wenigstens ein Teil der Energie der Ätherschwingungen auf die stofflichen Molekeln übertragen werde. Zuweilen kann die Absorption durch geringe Zusätze kleiner Stoffmengen erhöht und dadurch die chemische Wirkung herbeigeführt werden. Man nennt dieses Verfahren „Sensibilisieren“ und macht davon in der photographischen Technik vielfach Gebrauch.

Aber nicht alle Lichtstrahlen, welche absorbiert werden, bewirken eine solche Steigerung der Molekularbewegung, dass dabei der chemische Zusammenhang der Molekeln gelockert und chemische Zerlegung eingeleitet wird. Dazu bedarf es, wie leicht ersichtlich, nicht nur einer Steigerung der Bewegungen der Molekeln als ganzer Komplexe, sondern auch einer Steigerung der innern oder Atombewegung innerhalb jeder einzelnen Molekel, wahrscheinlich auch einer Steigerung dieser Bewegungen in ganz bestimmten Richtungen und in ganz bestimmter Art. Solche, hier vorerst nur hypothetisch angenommene Bewegungen nennt man geordnete. Während die nach allen möglichen Richtungen und ihre Richtung fortwährend wechselnde ungeordnete Bewegung der Molekeln nur als Temperatursteigerung wahrnehmbar wird, können geordnete Bewegungen der Molekeln oder Atome andere Wirkungen, unter Umständen also auch Zerfall der Molekeln unter Abspaltung von Atomen oder Atomgruppen herbeiführen. (Schluss folgt.)

---

4) Fälle dieser Art sind allerdings bekannt. Sie sind durch v. Tappeiner u. a. näher untersucht und als photodynamische Erscheinungen bezeichnet worden. Ich selbst habe einige hierher gehörende Erscheinungen beobachtet, über welche ich später zu berichten beabsichtige.

Wilh. Leche (Stockholm). Der Mensch, sein Ursprung und seine Entwickelung.

In gemeinverständlicher Darstellung. Nach der zweiten schwedischen Auflage. Mit 369 Abbildungen. Gr. 8°. VIII und 375 Seiten. Jena. Gustav Fischer. 1911.

Unter den zahlreichen, sich an ein größeres Publikum wendenden Schriften über die Deszendenzlehre und die Stellung des Menschen in der Natur nimmt dieses Buch einen hervorragenden Platz ein durch seine vortreffliche Darstellung und die stets in den Grenzen wissenschaftlicher Betrachtung bleibende, trotzdem aber mit erfreulicher Wärme gehaltene Behandlung seines Gegenstandes. Wir können deshalb dem Vf. und Herrn Plate, der ihn dazu veranlasst hat, dankbar dafür sein, dass er das Buch auch der deutschen Leserwelt zugänglich gemacht hat. In zehn Kapiteln wird zunächst die Deszendenztheorie entwickelt, die Stellung des Menschen in der Wirbeltierreihe dargelegt. Es folgen Auseinandersetzungen über die Lehren, welche uns die Paläontologie, die vergleichende Anatomie, die Embryologie und das Vorhandensein rudimentärer Organe geben. Ein Kapitel ist dem Gehirn gewidmet, das folgende behandelt den Menschen im Vergleich zu seinen nächsten Verwandten. Das vorletzte Kapitel bespricht die Funde von Resten der ersten Menschen, welche zu einer anderen Spezies gehörig gedeutet werden als die jetzt lebenden Menschen, das Schlusskapitel endlich den „Affenmenschen" von Java (Pithecanthropus erectus), woran sich Ausblicke auf die zukünftige Entwickelung des Menschengeschlechtes knüpfen.

Herr L. weiß mit Geschick die Vermischung tatsächlichen Gehalts mit bloßen Hypothesen zu vermeiden. Wo er von letzteren Gebrauch macht, wird immer auf diesen Charakter hingewiesen und die Aufstellung derselben durch eingehende Diskussion des Sachverhalts gerechtfertigt. Ebenso wird auf den Unterschied der Deszendenzlehre von den zu ihrer theoretischen Begründung benutzten Lehren von der Selektion in allen ihren Abarten aufmerksam gemacht. In dem ganzen Buche zeigt sich der Vf. nicht nur als ein fachwissenschaftlich Kundiger, sondern auch als ein logisch geschulter Denker, dessen Führung man sich getrost anvertrauen kann. P.

Th. Boveri. Anton Dohrn.

Gedächtnisrede, gehalten auf dem internationalen Zoologenkongress in Graz am 18. August 1910. Mit einem Bildnis Dohrn's nach dem Bronzerelief von Adolf Hildebrand. 8°. 43 Seiten. Leipzig. S. Hirzel. 1910.

Der verdienstvolle Begründer der zoologischen Station zu Neapel hat in Herrn Boveri's Gedächtnisrede eine ebenso liebevolle wie kenntnisreiche Würdigung seines Wirkens erhalten, welche dem Organisator wie dem Forscher in vollem Maße gerecht wird. R.

Berichtigung zu dem Artikel Jordan im 4. Heft. In der Erklärung zu Fig. 2 u. 3, Zeile 3 4 auf Seite 113 muss es Oberkiefer statt Oberlippe heißen.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27. Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. **1. April 1911.** **№ 7.**

Inhalt: Gross, Über Vererbung und Artbildung (Schluss). — Rosenthal, Die Enzyme und ihre Wirkung (Schluss). — Polimanti, Über eine beim Phototropismus des *Lasius niger* L. beobachtete Eigentümlichkeit.

Über Vererbung und Artbildung.

Von Dr. J. Grofs (Neapel).

(Schluss.)

Lang (1906) geht von dem Verhalten mendelnder Dihybride aus. Diese gleichen vollständig der einen elterlichen Varietät, wenn die Merkmale so verteilt sind, dass der eine Elter die beiden dominierenden, der andere die beiden rezessiven besitzt. Besitzt dagegen jede Varietät sowohl ein dominierendes als ein rezessives Merkmal, so gleichen die Hybride in dem einen Merkmal der einen, in dem anderen der anderen elterlichen Form. „Sie sind zwar keine Zwischenformen, aber Mischformen." Unter sich gleichen sich, wie ich ausdrücklich hervorhebe, die Hybride aber auch in diesem Falle. Bei Polyhybriden muss die Mischung der Merkmale, „wenn die Dominanzen auf beide Eltern verteilt sind", um so komplizierter werden, je zahlreicher die Merkmalspaare sind. Lang meint nun, es könne sich z. B. im Falle zweier nahe verwandten Schmetterlingsarten um Polyhybride handeln, die schon allein in der Färbung und Zeichnung der Flügel sehr viele Paare von antagonistischen Merkmalseinheiten darbieten, von denen die dominanten auf beide Paare verteilt sind. Die Bastarde würden dann das Bild einer sehr feinen Mosaik von einzelnen Steinchen darbieten, welche in gesetzmäßiger Weise bald der einen, bald der anderen Mosaikvorlage entnommen wären. „Der Gesamteindruck wäre der einer Zwischen-

form, während er in Wirklichkeit eine sehr feine, sehr intrikate Mischform wäre.“ Lang macht ferner die Annahme, dass in vielen Merkmalspaaren die Antagonisten in labilem Gleichgewicht wären, so dass die leichteste Verschiedenheit in den Bedingungen der Umgebung den Ausschlag nach der einen oder der anderen Richtung geben würde und meint, so könnte man sogar die Multiformität in der ersten Generation „bis zu einem gewissen Grade verstehen“. Danach gäbe es also in Wirklichkeit überhaupt keine intermediäre Vererbung, sondern nur die alternative.

Und alle Arten, mithin auch alle Individuen, wären dann komplizierte Polyhybride. Daraus allein folgt schon, dass einer derartigen Auffassung ein schwerer methodischer Fehler zugrunde liegt. Denn die Mendel'schen Fälle sind doch, was die Neo-Mendelianer allerdings immer wieder vergessen, nur sehr seltene Ausnahmen, die, wie ihr Entdecker sofort richtig erkannte, einer besonderen Erklärung bedürfen, und es geht doch nicht an, sie einfach zur Regel zu erheben, wie es Lang in der zitierten Arbeit tut.

Neuerdings versucht Lang (1910b) noch einmal an einem konkreten Beispiel zu erläutern, dass es eigentlich überhaupt keine wahre intermediäre Vererbung gäbe. Castle (1909) hat nämlich durch mehrere Generationen weitergeführter Kreuzung einer normal- und einer langohrigen Kaninchenrasse stets intermediäre Bastarde erhalten ohne jede Andeutung von Spaltungserscheinungen, und schließt daraus ganz konsequent, dass die Langohrigkeit nicht plötzlich, also durch Mutation, sondern ganz allmählich durch fortgesetzte Selektion entstanden ist. Lang nennt das in einem Referat (1910a) über Castle's Arbeit den einzigen aus dem Tierreich bekannten Fall „intermediärer Vererbung von Varietätsbastarden mit Konstanz der Bastardform“. (Wie aus dem Zusammenhang hervorgeht, soll Konstanz hier nur bedeuten: Ausbleiben Mendel'scher Spaltung.) Es ist merkwürdig, dass gerade Lang zu dieser Behauptung kommen konnte, dem doch das ganze reiche, ihr strikt widersprechende, Tatsachenmaterial bekannt ist, das sein von ihm so oft zitierter Züricher Kollege Standfuß in seinen Schmetterlingszuchten zusammengebracht hat. Doch das nur in Parenthese. Mehr interessiert uns hier Lang's Kritik der Castle'schen Arbeit. Da sie mir nicht zugänglich ist, kann ich ihren Inhalt nur nach Lang's ausführlichem Referat beurteilen. Tatsächlich liegt der Fall nach Lang's Referat so, dass die Kreuzung der beiden Kaninchenrassen stets eine intermediäre Nachkommenschaft ergibt, „welche um die mittlere Ohrenlänge der Eltern pendelt oder fluktuiert“. Für die erste Bastardgeneration gibt Lang die intermediäre Vererbung zu und meint, die Ohrenlänge der Kaninchen richte sich eben nach dem Zeatypus. Schon das stimmt eigentlich nicht, denn auch in diesem

Falle müsste die 1. Generation zwar intermediär, aber einheitlich sein. Denn soll ein Merkmalspaar mendeln, so darf es eben unter keinen Umständen pendeln. Aber sehen wir zunächst hiervon ab. Auch für die Heterozygoten der weiteren Generationen nimmt Lang „intermediäre" Ausbildung an. Das widerspricht aber wieder den Regeln für den Zeatypus. Denn nach diesem muss wenigstens ein Teil der Heterozygoten der 2. und der folgenden Generationen das dominante Merkmal rein zur Schau tragen. Doch gestatten wir Lang zunächst auch noch diese Lizenz und fragen wir uns nur, wo stecken eigentlich in der durchweg variablen und intermediären Nachkommenschaft die Homozygoten? Um ihr Fehlen zu erklären, macht Lang die Annahme, dass die „Differenz in der Ohrlänge zwischen einem erblich konstanten Kurzohr und einer reinen Langohrrasse durch die kumulative Wirkung mehrerer oder gar vieler separater, gleichwertiger mendelnder Gene für Ohrenlänge hervorgerufen" werde. Welches Tatsachenmaterial steht nun Lang für diese Hypothese zur Verfügung? „Bei der Kreuzung eines Kaninchenweibchens, dessen Ohrlänge 130 mm betrug, mit einem Langohr von 210 mm Ohrlänge zeigte unter 12 Jungen (3 Würfe) ein Exemplar im Alter von 30 Wochen eine Ohrenlänge von 200 mm, also eine exquisit patrokline Ohrenlänge." Es wird wohl nicht viel Zoologen geben, die hierin mit Lang einen „Anhaltspunkt" für die Vermutung sehen wollen, „dass es sich nicht um konstant intermediäre, sondern alternative Vererbung mit mehreren Faktoren für die Ohrlänge handelt." „Dasselbe Weibchen (130 mm) gebar einem Halbblutmännchen von 153 mm Ohrenlänge unter 5 Jungen 2, von denen im Alter von 20 Wochen das eine eine Ohrenlänge von 170 mm, das andere eine solche von 175 mm zeigte, also eine Ohrenlänge, welche die des Elters mit den größeren Ohren beträchtlich übertrifft!" Also einfach ein Rückschlag auf langohrige Vorfahren, der bei intermediärer Vererbung ebensogut vorkommen kann wie bei alternativer. Mit diesen „Anhaltspunkten" Lang's lässt sich also nicht viel anfangen. Und die von der Theorie der Mendel'schen Regeln geforderten Homozygoten haben wir immer noch nicht. Ja wir werden leider wohl nie von der Auffindung eines solchen hören. Denn wenn die Differenz in der Ohrlänge zwischen den extremen Typen durch die verhältnismäßig bescheidene Zahl von 12 Genen bedingt wird, so würden wir nach Lang in der F_2-Generation erst unter durchschnittlich etwa 17 Millionen Individuen wieder das Auftreten eines Homozygoten zu erwarten haben. Vom mendelistischen Standpunkt aus fehlt also jede Möglichkeit der Kontrolle für die Zulässigkeit von Lang's Hypothese. Von einer Schule aber, die sich mit Stolz die „exakte" nennt, muss doch in erster Linie gefordert werden, dass sie nur mit kontrollierbarem Material arbeite.

Lang verallgemeinert seine Hypothese aber auch noch und stellt den Satz auf, die erbliche Variation bekomme mit zunehmender Zahl der Gene für eine Eigenschaft rapide den Aspekt einer kontinuierlichen fluktuierenden Vielförmigkeit mit Ausbildung auch der feinsten Übergänge, wobei die intermediären Formen immer häufiger und die extremen immer seltener werden, schließlich so selten, dass ihr Auftreten in einer numerisch beschränkten Population gar nicht mehr zu erwarten ist. Soweit es sich um die Entscheidung deszendenztheoretischer Fragen handelt, ist hiermit der Bankerott der „modernen exakten Erblichkeitslehre" wohl definitiv erklärt.

Es lässt sich aber auch zeigen, dass selbst die Grundlagen einer derartigen Anschauungsweise tatsächlich unrichtig sind. Standfuß weist schon darauf hin, dass oft genug ein kleines, artunterscheidendes Merkmal, welches nach mendelistischer Auffassung durchaus als einheitlich zu denken ist, bei den verschiedenen Bastarden einer Brut in verschiedenem Grade vorhanden sein kann, nicht aber, wie es das Wesen der alternativen Vererbung fordert, bei dem einen fehlt und bei dem anderen voll ausgesprochen vorliegt. Was Standfuß hier als Schlussfolgerung aus seinen Erfahrungen mit Schmetterlingszuchten mitteilt, lässt sich durch analoge Erscheinungen auf anderen Gebieten in erwünschtester Weise stützen.

Besonders wertvoll sind hier die Untersuchungen Lang's. Vom mendelistischen Standpunkt aus unternommen, sind sie natürlich über jeden Verdacht eines günstigen Vorurteils für die Bedeutung der intermediären Vererbung erhaben. Sie zeigen aber, dass eine ganze Reihe einzelner Merkmale, wie Form und Farbe der Schalenmündung, Form des Liebespfeils sowie seiner Kreuzleisten etc. bei den Bastarden in variablen Zwischenformen auftreten.

Der Beweis dafür, dass nicht nur Konglomerate von Merkmalen, wie es die Arten ja zweifellos sind, sondern auch im Mendel'schen Sinne einheitliche Merkmale bei Kreuzung zu Zwischenformen verschmelzen können, lässt sich aber noch viel exakter führen. Es kommt nämlich vor, dass in echten Mendel'schen Fällen ein sicher einheitliches Merkmal, wie z. B. Albinismus, sich intermediär vererbt. Längst bekannt ist ja der sogen. Zeatypus, bei dem die 1. Hybridengeneration intermediär ist, während die 2. in bestimmten Zahlenverhältnissen spaltet. So ergibt z. B. die Kreuzung von weißblühenden *Mirabilis jalapa* mit rotblühenden in der 1. Generation rosafarbene Zwischenformen, die auch eine Hälfte der 2. Hybridgeneration ausmachen, während die andere zu gleichen Teilen weiße oder rote Blüten hat. Ähnlicher Fälle gibt es noch zahlreiche. Aber, auch abgesehen von dem eine gewisse Gesetzmäßigkeit auf-

weisenden Zeatypus, gibt es Beobachtungen, nach denen mehr gelegentlich die intermediäre Vererbung an Stelle der zu erwartenden alternativen auftritt. So berichtet z. B. Blaringhem (1910), dass bei der Zucht zweier mendelnden Weizenrassen *Hordium distichum nutans* und *H. d. erectum* von der 4. Generation an neben reinen Vertretern der beiden Formen auch intermediäre Hybride auftraten. Auf einige Fälle aus dem Tierreich, in denen sonst spaltende Merkmale sich gelegentlich vermischen, habe ich in meiner früheren Arbeit hingewiesen. Ihnen möchte ich hier noch Lang's Angaben über das Verhalten der Bänderung von *Helix hortensis* und *nemoralis* hinzufügen. Sie bildet im allgemeinen einen Schulfall für die Mendel'schen Regeln. Doch kommen Ausnahmen vor, indem Exemplare, die der Regel nach bänderlos sein sollten, Andeutungen von Bänderung, z. B. „blasse Tüpfelstreifen" erkennen lassen, also intermediär sind.

Dabei handelt es sich in allen genannten und zahlreichen anderen Fällen um ganz sicheren Monohybridismus. Lang z. B. findet bei seinen zahlreichen Experimenten, dass die 5 Bänder der fünfbänderigen Formen alle zusammen eine untrennbare Merkmalsgruppe, „eine Vererbungseinheit" darstellen. Und er hat darin zweifellos recht, da andere Autoren, z. B. Hartwig (1888), zu genau demselben Resultat gekommen sind.

Ist somit erwiesen, dass die intermediäre Vererbung auch für einheitliche Merkmale gilt, so fällt damit der letzte mögliche Einwand gegen den Satz, dass auf allen Etappen der Artbildung allein die intermediäre Vererbung wirksam ist.

Damit ist aber gleichzeitig bewiesen, dass Arten nur durch kontinuierliche Variation entstehen. Denn alle Formen, welche die alternative Vererbung zeigen, sind, wie ich schon in meiner früheren Arbeit nachwies[1]), sprungweise entstanden. Aber auch dieser von allen kompetenten Forschern anerkannte Satz hat Widerspruch erfahren müssen. Fick (1906) meint, es sei klar, „dass sich nur diskontinuierliche Merkmale zu zahlenmäßiger Bastardbeobachtung eignen und deshalb alle untersuchten Mendelfälle eben solche Merkmale zeigen". Damit sei aber noch nicht bewiesen, dass nicht doch auch andere Merkmale, die nur schwer voneinander zu unterscheiden sind, auch mendeln. Ferner erklärt Plate (1910) den obigen Satz für irrig, „denn wir kennen viele sehr geringfügige Abänderungen, welche in typischer Weise mendeln". Von diesen

1) Tschermak (1906) macht darauf aufmerksam, dass sowohl er als Bateson das „Nichtmendeln kontinuierlich-variativer Merkmale, das Mendeln diskontinuierlich-mutativer Merkmale" bereits vor mir konstatiert haben. Ich befand mich daher in einem Irrtum, als ich in meiner früheren Arbeit das Verdienst dieser Entdeckung mir zuschrieb, und möchte die Gelegenheit nicht vorbeigehen lassen, um dieses Versehen auch meinerseits zu korrigieren.

sehr vielen Fällen führt Plate aber nur die von ihm untersuchten Mäuserassen an. Diese sollen sich in eine Reihe ganz allmählicher Übergänge vom reinen Weiß bis zum tiefen Schwarz anordnen lassen. Ich registriere diese Einwände nur der Vollständigkeit halber. Widerlegt sind sie bereits teils durch den oben geführten Nachweis des wirklichen Vorkommens intermediärer Vererbung, teils durch die diesbezüglichen Ausführungen in meiner früheren Arbeit (1906, p. 425).

Wir dürfen also als bewiesen annehmen, dass alternative Vererbung und diskontinuierliche Variation unbedingt zusammengehören. Auch Lang (1909) bestätigt das mit etwas anderen Worten: „Die Annahme der Autonomie, der Festigkeit der Erbeinheiten, führt notwendig zu der Annahme, dass neue Typen durch unvermitteltes Auftreten oder durch unvermitteltes Verschwinden von Genen, also stoßweise, entstanden sind und entstehen."

An dieser Stelle kann ich es mir nicht versagen, eine Frage wenigstens zu streifen, die nicht unmittelbar zu meinem eigentlichen Thema gehört, deren Wichtigkeit aber wohl eine kleine Abschweifung gestatten dürfte. In den letzten Jahren hat man — fast möchte ich sagen natürlich — angefangen, auch die Vererbung des Geschlechts unter die Mendel'schen Fälle einzureihen. Auch das ist ein Missbrauch, der das Sündenregister der Neo-Mendelianer vergrößert. Denn wie eben dargetan, setzt diese Auffassung voraus, dass die Bisexualität „stoßweise" entstanden ist. Wir wissen aber, dass das Gegenteil der Fall ist. Sowohl im Tier- als im Pflanzenreich sind Iso- und Anisogamie durch eine Reihe von Übergängen verbunden, letztere muss sich also ganz allmählich aus ersterer herausgestaltet haben.

Überhaupt zeigt sich auch in diesem Falle wieder, wie unexakt die Methode der modernen „exakten" Vererbungsforschung ist. Es ist ja überhaupt noch gar nicht erwiesen, dass die Bestimmung des Geschlechts wirklich progam oder syngam erfolgt. Aber selbst zugegeben, dass es so sei, so ist der „exakte" Nachweis, dass die Vererbung des Geschlechts den Mendel'schen Regeln folge, schlechterdings unmöglich. Denn es lassen sich die „Hybride", also Männchen oder Weibchen nicht untereinander kreuzen, was zum Nachweis der Regel erforderlich wäre. Man hat sich nun so zu helfen gesucht, dass man die beiderlei Geschlechtstiere als Hybride und zwar teils als dominantmerkmalige Heterozygote, teils als rezessivmerkmalige Homozygote auffasst. Bei ihrer Paarung muss dann die Nachkommenschaft zur Hälfte Männchen, zur Hälfte Weibchen ergeben, was den natürlichen Verhältnissen wenigstens in vielen Fällen entsprechen würde. Und doch gibt es Tatsachen, die auch diesen recht gezwungenen Erklärungsversuch zuschanden machen.

Wilson (1909) hat bereits gezeigt, dass sich in jedem Fall unüberwindliche Schwierigkeiten ergeben, einerlei, ob man beide Geschlechter als heterozygot (Castle, 1909a) auffasst, oder die Männchen als dominantmerkmalige Heterozygote, die Weibchen aber als rezessivmerkmalige Homozygote (Correns, 1907), oder endlich das umgekehrte Verhältnis annimmt (Bateson, 1909). Es ist mirdaher unverständlich, wie Lang (1909, p. 49) zu der Ansicht gelangen konnte, dass Wilson die Geltung der Mendel'schen Regeln für die Geschlechtsbestimmung anerkenne. Gerade das Gegenteil ist der Fall.

Aus der Klasse der Insekten, deren Geschlechtsverhältnisse ja sehr kompliziert, dafür aber auch besonders gut erforscht sind, lassen sich noch andere Tatsachen namhaft machen, auf die sich die Mendel'schen Regeln schlechterdings nicht anwenden lassen. Bei Aphiden und Phylloxeriden z. B. erzeugen die Weibchen bekanntlich durch Parthenogenese mehrere Generationen hindurch nur Weibchen, müssen also vom mendelistischen Standpunkte aus als homozygot aufgefasst werden. Sie können es aber nicht sein, da die letzte parthenogenetische Generation Nachkommen beiderlei Geschlechts liefert.

Nach dieser Abschweifung wieder zu unserem eigentlichen Thema zurückkehrend, muss ich noch den letzten Schlupfwinkel der Neo-Mendelianer etwas näher beleuchten. Schon in meiner früheren Arbeit deutete ich eine Möglichkeit an, wie man die von mir widerlegte Bedeutung der diskontinuierlichen Variabilität und somit der alternativen Vererbung gleichsam durch eine Hintertür wieder einzuschmuggeln versuchen könne, indem man annimmt, dass die Stammform einer mutierenden Art z. B. das rote Eichhörnchen oder die *Oenothera lamarckiana* ausstürbe und nur die Mutanten nachblieben. Man könnte dann schließen, dass jetzt eine neue Art da sei.

Dieser Versuch, dessen Hinfälligkeit ich schon damals nachwies, ist nun in der Tat von Plate (1910) gemacht worden; und zwar wählt er als Beispiel zur Illustrierung seiner Gedankengänge gerade die auch von mir erwähnte rote und schwarze Form von *Sciurus vulgaris*. Seine Deduktionen sind für jeden, der die einschlägigen Verhältnisse kennt, auf den ersten Blick hinfällig. Da sie aber einen Schulfall für die Methode vieler Vertreter der modernen „exakten" Erblichkeitslehre darstellen, möchte ich mir doch die Mühe nehmen, sie im einzelnen zu widerlegen.

Nach Plate muss eine Mutante, wenn sie eine Verbesserung im Kampf ums Dasein bedeutet und zugleich epistatisch ist, d. h. bei Kreuzung mit der Stammform dominiert, diese über kurz oder lang verdrängen auch ohne Mitwirkung der geographischen, biologischen oder sexuellen Isolation. Plate wendet nun diesen Satz auf

die beiden Formen des gemeinen Eichhörnchens an und weist darauf hin, dass es Gebiete gibt, wo nur die schwarze Form, nach seiner Meinung also die Mutante vorkommt.

Plate übersieht dabei eine Reihe von Tatsachen, die ihm aus meiner mehrfach von ihm zitierten Arbeit bekannt sein konnten. Schon seine Annahme, dass die schwarze Form die epistatische sei, ist irrig. Liebe (1880), der diese Verhältnisse genau untersucht hat, fand in zahlreichen Eichhörnchennestern, wenn überhaupt schwarze Exemplare darin waren, stets schwarze und rote durcheinander. Zweimal beobachtete er eine säugende schwarze Mutter mit rein roten Jungen. Dagegen beschreibt Fischer (1873) einen rein schwarzen Wurf, der von einem schwarzen Vater und einer roten Mutter stammte. Da schon die Bastarde 1. Generation in die beiden elterlichen Formen aufspalten, handelt es sich also gar nicht um einen Mendel'schen Fall, sondern um eine de Vries'sche Mutation. Setzen wir aber an Stelle des schwarzen Eichhörnchens eine wirklich mendelnde epistatische Varietät, z. B. eine bänderlose *Helix*, so hilft uns auch das nichts. Denn gelingt es der Mutante durch starke Überlegenheit im Kampfe ums Dasein — Plate nimmt in seinem Beispiel an, dass von der Stammform nur $^1/_3$, von der abgeänderten dagegen $^2/_3$ aller geborenen Individuen zur Fortpflanzung gelangen — die Stammform wirklich zu verdrängen, so ist damit für den Mendelismus noch nichts gewonnen. Denn durch das Verschwinden der Stammform ist ja keineswegs eine neue Art entstanden. Vielmehr ist von 2 Varietäten einer Spezies nur eine übrig geblieben. Die Art ist zwar verändert worden, die Zahl der Arten hat aber nicht zugenommen. Gäbe es also nur die diskontinuierliche Variation, so gäbe es heute noch nicht mehr Spezies als zu Anbeginn. Man könnte mir einwenden, dass die Arten ja nicht immer bloß nach einer Richtung mutieren, sondern mitunter auch gleichzeitig nach mehreren, wofür *Oenothera lamarckiana* das bekannteste Beispiel ist. Aber auch dadurch wird bei Aussterben der Stammform die Zahl der Arten nicht vermehrt, sondern wieder nur die Zahl der vorhandenen Varietäten um eine vermindert. Die nachbleibenden aber gehören noch alle zu derselben Art. Denn, wie ich oben gezeigt habe, lässt Mutation die sexuelle Affinität der einzelnen Formen unalteriert. Die Mutanten bleiben untereinander und mit der Stammform unbegrenzt fruchtbar. Und zerfallen die einzelnen durch Mutation entstandenen Formen auf demselben Wege selbst in eine Anzahl neuer Formen, so treten auch diese nicht aus dem Rahmen der ursprünglichen Art heraus. Ohne Hinzukommen der kontinuierlichen Variation würden im Laufe der Zeit wohl zahllose neue Varietäten, oder eigentlich Aberrationen, entstehen, aber die Zahl der Arten würde dieselbe bleiben. So führen der Mendelismus und die Mutationstheorie, streng durch-

geführt, zuletzt unweigerlich zur Konstanz der Spezies. Und das ist eine Konsequenz, vor der doch selbst die passioniertesten Neo-Mendelianer zurückschrecken dürften.

Hat also die mit so großem Eifer betriebene experimentelle Vererbungsforschung keinerlei Beweise dafür beibringen können, dass die diskontinuierliche Variation irgendwelche Bedeutung für die Evolution hätte, so haben sie es uns wenigstens ermöglicht, tiefer in das Verständnis der Mutationen einzudringen. Es ist nämlich jetzt zum ersten Male gelungen, mendelnde Aberrationen experimentell zu erzeugen.

Tower (1906), der seit einer Reihe von Jahren die Variabilität in Färbung und Zeichnung von *Leptinotarsa decemlineata* studierte, und bei dieser Art eine Anzahl, im ganzen 9, mendelnder Rassen[2]) auffand, hat mehrere von ihnen auch durch Einwirkung höherer Temperatur und bestimmter Feuchtigkeitsgrade der umgebenden Luft selbst erzeugen können. Damit scheint mir das Wesen der Mutationen, nicht nur der mendelnden und nicht nur von *Leptinotarsa decemlineata* erwiesen zu sein, als Folge von Reizwirkungen auf das Keimplasma, hervorgebracht durch abnorme Verhältnisse der Umgebung. Ob die auslösenden Reize sich auch bei anderen Tieren und Pflanzen im wesentlichen auf Temperatur und Feuchtigkeitsgehalt der Luft beschränken, oder ob nicht auch zahlreiche andere Faktoren mit in Betracht kommen, das muss noch untersucht werden. Im Prinzip scheint mir durch Tower's Experimente die Frage aber gelöst zu sein, und seine Resultate stimmen in erfreulicher Weise mit in freier Natur gemachten Beobachtungen überein.

Abnorm warme Sommer z. B. haben in der Regel eine Anzahl von Aberrationen bei verschiedenen Tieren zur Folge, die wir, zum Teil wenigstens, als Mutationen betrachten können. Für den in Mitteleuropa auffallend heißen und regenarmen Sommer von 1904 zählt Simroth (1905) eine ganze Reihe von Melanismen auf bei Insekten (*Vanessa urticae*, *Apatura iris* und *ilia*, *Coenonympha pamphilus*, *Bombus terrestris*), Vögeln (*Passer domesticus*) und Säugetieren (*Mus agrarius*, *Cricetus frumentarius*, *Sciurus vulgaris*, *Sorex* sp.). Wenn daneben von *Turdus merula* auffallend viel Albinos auftraten, so ist das kein Widerspruch, da Tower gezeigt hat, dass die genannten Reize keine spezifische Reaktionen hervorrufen, ihre Wirkung also, namentlich soweit verschiedene Spezies in Betracht kommen, sich sehr wohl auch in direkt entgegengesetzter Weise äußern können. Nach Standfuß (1896) treten albinotische Schmetterlinge besonders häufig in nassen, kühlen Sommern auf, doch kann

2) Wie schon oben erwähnt, bezeichnet Tower die verschiedenen Formen als Spezies, was sie aber nicht sein können, da sie sich unbegrenzte Fruchtbarkeit mit der Stammform bewahrt haben.

auch Eintrocknen der Puppe ähnliche Verfärbungen hervorrufen. Und ähnlicher Beobachtungen ließen sich noch viele anführen. Uns genügt es, hier festzustellen, dass abnorme Jahre ein Zunehmen von Aberration bewirken.

Dass ganz dieselben abgeänderten Formen auch in normalen Jahren auftreten, braucht uns nicht zu wundern. Denn alljährlich können sich einige Tiere unter abnormen Verhältnissen entwickeln. Es kann z. B. eine Tagfalterpuppe an einer besonders exponierten Stelle aufgehängt sein, wo ihr eine bedeutend intensivere Sonnenbestrahlung zuteil wird als ihren Artgenossen. Die Puppe einer Sphingide oder Noctuide kann unter einem flachen Steine zu liegen kommen, der geradezu wie im Ofen wirkt etc.

Alle derartige durch Mediumeinflüsse bewirkten Mutationen sind natürlich für die Artbildung ebenso belanglos wie scheinbar „spontan" auftretende diskontinuierliche Varianten. Und doch können sie uns wertvolle Fingerzeige dafür abgeben, in welcher Weise Klimaänderungen umgestaltend auf die Tier- und Pflanzenwelt einwirken.

Tower (1906) nennt am Schluss seines großen Werkes über die Variabilität von Färbung und Zeichnung bei *Leptinotarsa* die Mutationen „prophetische" Variationen, die uns andeuten, wie vielleicht die neue Spezies aussehen wird, zu der sich eine Varietät allmählich durch kontinuierliche Abänderung entwickelt. Ähnliche Gedanken haben auch schon andere Forscher geäußert. Standfuß (1896) sagt z. B. mit Bezug auf gewisse experimentell erzeugte Aberrationen von Schmetterlingen, sie würden in freier Natur ebenfalls auftreten, wenn die zukünftig in der Natur auf die betreffenden Arten einwirkenden Faktoren den im Experiment angewendeten homolog sind. Und Simroth (1906) meint, die im Sommer 1904 so auffallend häufig gewordene schwarze Form des Hamsters könne, falls die Wärmeperiode anhalte, zur herrschenden werden; er hält es gleichwohl nicht für wahrscheinlich, dass die Form sich dauernd hält, „eben weil die Klimaänderung nicht gleichmäßig, sondern nur stoßweise erfolgt." Auch seine Auffassung steht der Tower's also nahe. Wenn Simroth jedoch meint, dass wir es im Falle des schwarzen Hamsters mit einer typischen Mutation zu tun haben, „die in kürzerer oder längerer Zeit zur Artbildung führen wird", so können wir ihm hierin natürlich nicht beistimmen. Denn wie ich glaube, einwandsfrei nachgewiesen zu haben, führt Mutation nie zur Bildung von neuen Arten, sie kann uns höchstens zeigen, in welcher Richtung eine Art sich entwickeln kann und — die nötigen klimatischen Bedingungen vorausgesetzt — sich entwickeln muss. Aber auch so können sowohl in freier Natur auftretende, als auch experimentell erzeugte Mutationen von großem Wert für die Aufhellung der Geschichte einer Art sein. Standfuß hat dieses

Mittel schon mehrfach mit gutem Erfolge benutzt. Und es wäre wünschenswert, dass auch die Neo-Mendelianer sich seine Methode zu eigen machen wollten. Sie könnten dann ersprießlichere Resultate zeitigen als die Aufstellung neuer Erbformeln oder die Erzeugung noch nicht dagewesener Formen von Hahnenkämmen.

Die Temperaturexperimente haben uns aber auch schon Aufschluss darüber gebracht, wie neue gute Arten entstehen können unter der Einwirkung klimatischer Verhältnisse. Während Tower's Versuche mit *Leptinotarsa* mendelnde Mutanten ergaben, haben mehrere Lepidopterologen Formen erzeugt, die wir mit einigem Recht als zur kontinuierlichen Variation gehörig ansprechen dürfen. Bekanntlich hat Standfuß (1898) die Vererbung von durch Kälte erzielten Abänderungen von *Vanessa urticae* beobachtet, und dasselbe ist Fischer (1901) bei *Arctia caja* und Schröder (1903) bei *Abraxas grossulariata* gelungen. Leider sind die so erhaltenen erblich veränderten Formen nicht mit der Stammform rückgekreuzt worden, was ja für die Zwecke der drei genannten Forscher — Nachweis der Erblichkeit experimentell erzeugter Abänderungen — nicht in Betracht kam. Wir haben daher keinen direkten Beweis dafür, in welche Kategorie erblicher Variationen die Fälle gehören. Doch können wir diese Frage mit einem hohen Grad von Sicherheit auch nach den vorliegenden, übereinstimmenden Angaben der Autoren entscheiden. Um mendelnde Mutanten kann es sich nicht gehandelt haben, weil der Grad der Abweichung von der Norm in allen Fällen beträchtlich schwankte, die Mendel'schen Regeln aber Einförmigkeit der 1. Bastardgeneration verlangen. Aber auch die Möglichkeit de Vries'scher Mutation ist auszuschließen; denn die untersuchten Formen züchteten nicht rein, sondern die große Mehrzahl ihrer Nachkommen schlug in die Stammform zurück, die andere aber, die das veränderte Kleid ihrer Eltern zeigten, ließen zum größeren Teil starke Hinneigung zu den normalen Großeltern erkennen, waren also intermediäre Typen zwischen den Stamm- und den abgeänderten Formen. Daraus dürfen wir wohl schließen, dass letztere bei Kreuzung mit der normalen Form intermediäre Bastarde gegeben hätten, also den für die kontinuierliche Variation geltenden Vererbungsgesetzen gefolgt wären. Damit aber ist gleichzeitig bewiesen, dass klimatischen Einflsse nicht nur Mutationen, sondern auch Fluktuationen hervorrufen, somit also einen Faktor der Artbildung darstellen können.

Vergleichen wir nun die Ergebnisse der Temperaturexperimente an Schmetterlingen mit gewissen Tatsachen aus der geographischen Verbreitung von Varietäten und Arten, so gelangen wir zur klaren Erkenntnis eines der Wege, den die Evolution genommen hat und können für bereits von Darwin, Weismann u. a. aufgestellte Theorien bündige Beweise erbringen.

Auch hier bin ich wieder in der Lage, Gedanken von Standfuß (1896, 1898, 1905) weiter auszuführen. Seinen Arbeiten entnehme ich daher auch einige der wichtigsten Beispiele. Färbung und Zeichnung mitteleuropäischer Stücke von *Vanessa urticae* lassen sich durch Einwirkung hoher Temperaturen stark nach der Richtung der auf Korsika und Sardinien fliegenden, von manchen Lepidopterologen als besondere Spezies betrachteten var. *ichnusa* verschieben. Kälteversuche dagegen ergaben eine auffallende Annäherung an die nordamerikanische *V. milberti*. Das Temperaturexperiment steht also in vollem Einklang mit der geographischen Verbreitung der Arten respektiv Lokalvarietäten. Die unter dem Einfluss höherer Wärme auf Puppen von *Vanessa urticae* entstandenen Abänderungen lassen aber auch eine gewisse Annäherung an die scheinbar recht fernstehende *V. io* erkennen. Und dementsprechend treten bei letzterer Art im Kälteversuch Charaktere auf, die eine gewisse Ähnlichkeit mit *V. urticae* bedingen. Ähnliche Beziehungen zwischen verwandten Arten hat Standfuß noch zahlreiche aufgedeckt.

Um aber dem Einwand zu begegnen, dass die von ihm gezogenen Schlussfolgerungen nur für Schmetterlinge Geltung haben könnten, will ich lieber noch einige Beispiele aus anderen Tiergruppen zur Illustrierung meiner Darlegungen heranziehen. Ich sprach oben von dem häufigen Auftreten schwarzer Hamster im Sommer von 1904. Simroth (1906) macht dazu folgende Bemerkungen. *Cricetus auratus* aus Syrien hat einen goldgelben, an der Unterseite in Weiß übergehenden Pelz. *C. nigricans*, der von Dagestan bis auf die Balkanhalbinsel reicht, ist dunkler und hat eine tiefschwarze Kehle. Bei dem mitteleuropäischen *C. frumentarius* dehnt sich der schwarze Kehlfleck über die ganze Bauchseite aus. Seine schwarze Mutante stellt also nur das Ende einer gesetzmäßigen Reihe dar. Und bei entsprechender Änderung des Klimas von Mitteleuropa könnte wohl schließlich eine neue Hamsterart mit einfarbig schwarzem Fell entstehen.

Sehr ähnlich liegt der Fall mit *Sciurus vulgaris*. Von diesem gibt es eine Reihe von Varietäten, die eine reiche Farbenskala darstellen, angefangen von *S. v. arcticus* aus Nordsibirien, die im Sommer rot, im Winter rein weiß ist, bis zu der das ganze Jahr hindurch schwarzen *S. v. italicus*. Nun treten bei der roten mitteleuropäischen Form *S. v. rufus* zuweilen, in manchen Gegenden sogar ziemlich häufig, schwarze Exemplare auf, die sich durch ihr ganzes Verhalten als Mutanten erweisen. Die Literatur über diese Fälle habe ich in meiner früheren Arbeit zusammengestellt. Während aber in Deutschland rote und schwarze Form scharf voneinander geschieden sind, treten weiter nach Süden Übergänge zu der schwarzen italienischen Form auf. Die in Alpen und Pyrenäen vorkommende

Varietät *S. v. alpinus* hat nach Trouessart (1906) einen kastanienbraunen Pelz, der im Winter nur wenig heller wird. Nach Süden geht sie ganz allmählich in *S. v. italicus* über. Hier zeigt sich sehr klar der Unterschied zwischen Mutation und Lokalrasse. Erstere tritt scharf aus dem Rahmen der Form heraus, letztere ist mit den benachbarten Varietäten durch Übergänge verknüpft. Hier bewährt sich auch besonders schön Tower's Wort von der prophetischen Bedeutung der Mutation. Würden die Bedingungen, die an einzelnen Plätzen von Mitteleuropa das sporadische Auftreten von schwarzen Eichhörnchen hervorrufen, allgemein und dauernd werden, so würde sich *S. v. rufus* hier wohl allgemein in *S. v. italicus* umwandeln.

Dass die Verhältnisse bei *Corvus corone* und *cornix* wahrscheinlich ähnlich liegen, habe ich schon in meiner früheren Arbeit erwähnt. Auch aus anderen Tierstämmen ließen sich Belege anführen, doch ist hier das Material meist noch nicht genügend kontrolliert. Ich will mich daher auf Simroth's (1885) Angaben über die Verbreitung der verschiedenen Farbenvarietäten von *Limax maximus* beschränken. In Norwegen herrschen einfarbig schwarze Stücke von *L. m. cinereoniger* vor. In Deutschland findet sich neben weniger dunkle Exemplare derselben Varietät die hellere Form *cinereus*, bei der, zuweilen sehr deutlich, rötliche Töne der Grundfarbe beigemischt sind. Weiter nach Süden, schon in Ungarn, besonders aber in den Tälern am Südabhang der Alpen dehnt das Rot sich immer mehr aus; in Oberitalien endlich finden sich, oft als besondere Spezies beschrieben, Formen mit karminroter Grundfärbung. Lebhaft rot gefärbte Stücke treten aber an besonders warmen Wohnplätzen oder nach abnorm milden Wintern auch in Deutschland sporadisch, also wohl als Mutationen, auf. In einer späteren Arbeit (1908) teilt Simroth ferner Beobachtungen über das gelegentliche Auftreten weißer Stücke von *L. m. cinereoniger* mit und meint, sie könnten einen doppelten Ursprung haben. Einerseits finden sie sich vereinzelt unter lauter schwarzen Artgenossen und sind dann wohl als Folgeerscheinung abnormer Temperaturverhältnisse zu betrachten. Andererseits können sie das Ende einer Reihe darstellen, die durch allmähliche Abnahme der Pigmentierung immer hellere Tiere liefert.

In allen angeführten Fällen — und zweifellos wird sich ihre Zahl durch darauf gerichtete Untersuchungen in allen Klassen des Tierreiches stark vermehren lassen — finden wir immer denselben Gegensatz zwischen kontinuierlicher Variation, gekennzeichnet durch Existenz zahlreicher Übergänge zwischen den einzelnen Formen, und der unvermittelt auftretenden Mutation. Erstere allein führt, wie wir gesehen haben, zur Bildung von geographischen Varietäten, die sich zu Spezies weiter entwickeln. Die Mutation dagegen liefert höchstens „prophetische" Formen, die uns mitunter wertvolle Finger-

zeige bieten können, über die Richtung, in der die Umformung einer Art vor sich geht.

Betrachten wir die chorologischen Tatsachen im Zusammenhang mit den Resultaten der Temperaturexperimente, so erhalten wir ein sehr klares Bild von der Bedeutung des Milieus für die Artbildung. Berücksichtigen müssen wir dabei noch einen Punkt, auf den wieder Standfuß (1896), soviel ich weiß, zuerst hingewiesen hat. *Papilio machaon*, der in seiner zweiten, sich im Juli entwickelnden Generation, in Zürich als Puppe von einer Durchschnittstemperatur von 18,4° getroffen wird, kann in von Zürich stammenden Individuen durch konstante Einwirkung von 37—38° auf das Puppenstadium direkt in eine Form verwandelt werden, wie sie im Juli bei Jerusalem fliegt. In dem dortigen Gebiet herrscht aber um die betreffende Jahreszeit eine Durchschnittstemperatur von 24,5°, und wenn die Puppen der 2. Generation von Zürich konstant mit derselben Temperatur behandelt werden, so zeigen die Falter aus diesen Puppen keinerlei bemerkbare Veränderungen. „Es würde also die Einwirkung von 24,5° auf die Züricher Puppen einer außerordentlich hohen Zahl von Generationen gegenüber wiederholt werden müssen, um das Gewand des Jerusalemer Typus zu erreichen."

Daraus geht zweierlei hervor. Extrem hohe Temperaturen können bei einmaliger Einwirkung denselben Effekt hervorrufen, den mittlere erst im Laufe vieler Generationen bewirken. Schon geringe Temperaturänderungen können Färbung und Zeichnung einer Art beeinflussen, wenn diese ihrer Einwirkung lange genug ausgesetzt ist. Was Standfuß für die Wirkungsweise der Temperatur nachgewiesen hat, gilt aber gewiss auch für andere Medium-einflüsse, wie Feuchtigkeitsgehalt der Luft etc.

Die Beeinflussung der Artbildung durch das Medium haben wir uns also folgendermaßen vorzustellen. Jede allmähliche Klimaänderung hat, wenn sie anhält, Abänderungen der Tierwelt im Gefolge; sie veranlasst die Bildung von neuen Varietäten und, wenn ihre Wirkung durch geographische oder sonstige Isolierung unterstützt wird, auch die von neuen Spezies. Schroffe, vorübergehende Klimaschwankungen bewirken dagegen nur Mutationen, die bald wieder von der Stammform verdrängt werden oder, wenn sie unter besonders günstigen Verhältnissen erhalten bleiben, doch nicht aus dem Rahmen der Spezies heraustreten, die Zahl der Arten also nicht erhöhen.

Einen ähnlichen Effekt wie die Änderung des Klimas im Wohngebiet einer Tierart muss natürlich die Auswanderung dieser in ein Gebiet von anderer klimatischer Beschaffenheit haben. Denn in beiden Fällen handelt es sich ja um analoge Milieuänderungen. Und auch bei der Ausbreitung von Spezies über die Grenzen ihrer Heimat hinaus müssen wir wieder zwei Möglichkeiten in Betracht

ziehen. Geht die Auswanderung ganz allmählich in kleinen Etappen vor sich, so dass die Ankunft in einem Gebiet von merklich verschiedenen klimatischen Verhältnissen erst nach langen Zeiträumen erfolgt, so wird die Wanderung Veranlassung zur Bildung von neuen Lokalvarietäten und Arten werden, deren Wohngebiete die Etappen der Wanderstraße zum Teil noch erkennen lassen werden. Vollzieht sich die Wanderung aber schnell, wie das namentlich durch Vermittlung des Menschen geschieht, so muss die plötzlich eintretende Milieuänderung zur Mutation führen.

Für die Bildung neuer Varietäten und Spezies durch langsame Wanderung brauche ich wohl keine besonderen Beweise mehr anzuführen. Hier dürfte ein Zweifel wohl ausgeschlossen sein. Aber auch das Eintreten von „Mutationsperioden" als Folge von schnellen Wanderungen lässt sich schon jetzt an einigen gut beglaubigten Beispielen demonstrieren. Bekanntlich ist *Oenothera lamarckiana*, das berühmte Objekt von De Vries' Untersuchungen vor nicht zu langer Zeit von Amerika nach Europa gebracht, also einem schroffen Klimawechsel unterworfen worden. Noch interessanter und überzeugender ist der Zusammenhang zwischen Mutation und schneller Ausbreitung der Art bei *Leptinotarsa*. Die Heimat der Stammform *L. undecimlincata* ist nach Tower (1906) das Chiapas-Plateau in Guatemala, wo auch ihre Nährpflanze *Solanum rostratum* zu Hause ist. Letztere ist mit den Spaniern nach Mexiko und Texas vorgedrungen und ihr ist der Käfer gefolgt, der sich in der Folge in verschiedenen Gebieten von Mexiko und der Vereinigten Staaten von Nordamerika angesiedelt und die große Zahl von Mutanten gebildet hat, die Tower uns beschreibt. Auch die starke Neigung der Haustiere und namentlich der Kulturpflanzen zur Mutation gehört hierher. Denn mit der Domestikation ist sehr oft ja auch ein Wechsel des Milieus verbunden.

Die Einwirkung des Klimas und der Lebensbedingungen überhaupt auf die Umbildung der Arten ist deshalb von besonders großer theoretischer Bedeutung, weil sie uns einerseits zeigt, wie neue Varietäten und Spezies entstehen können ohne Mithilfe der natürlichen Zuchtwahl, einfach durch Reaktion des Keimplasmas auf Temperatur- und ähnliche Reize, weil sie andererseits aber auch der Selektion stets ein reiches Material neuer Formen gewährleistet. Die unabhängig von der Zuchtwahl auftretenden neuen Merkmale unterliegen dieser natürlich sofort, sobald sie einen Vor- oder Nachteil im Kampfe ums Dasein bedeuten.

Ich glaube, dass sich hier auch Material für die Lösung des so heiß umstrittenen Problems der Mimikry gewinnen ließe. Wenn bei Gelegenheit von Temperaturexperimenten das Farbenkleid eines Schmetterlings stark dem einer anderen Spezies angeähnlicht wird, so ist das nach Standfuß (1906) durchaus kein einheitlicher Vor-

gang. Vielmehr erscheinen bei den aus den Puppen eines bestimmten Experiments schlüpfenden Faltern die Anklänge an die verwandte Varietät oder Art in sehr verschiedenen Graden und über alle 4 Flügel verstreut, indem bald hier, bald da ein Zeichnungselement verändert ist. Was hier nebeneinander an den Exemplaren eines Versuchs auftritt, werden wir uns in der Natur, außerdem auch noch zeitlich nacheinander vorzustellen haben, indem in einer Periode das eine, in einer anderen ein zweites neues Merkmal auftritt etc. Da klimatische Verhältnisse außerdem nicht nur die Färbung und Zeichnung der Flügel, sondern auch ihre Form stark beeinflussen, so werden auf diese Weise der Selektion alle Mittel dargeboten, um nach und nach aus lauter kleinen nützlichen Änderungen ihre komplizierten mimetischen Kunstwerke auszuführen.

Überhaupt erfordert, wie ich schon in meiner früheren Arbeit hervorhob, im allgemeinen meine Auffassung ja in höherem Maße die Mitwirkung der natürlichen Zuchtwahl, als es die Mutationstheorie und verwandte Hypothesen tun. Nun soll ja aber die Selektionstheorie in den letzten Jahren wieder einmal, und diesesmal definitiv, widerlegt sein durch die Arbeiten des Botanikers Johannsen (1903 u. 1909) über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Ich werde mich also auch mit diesen beschäftigen müssen, obgleich sie nicht unmittelbar zu meinem Thema gehören.

Johannsen's Folgerungen, soweit sie uns hier interessieren, besagen, dass Selektion lediglich in Populationen oder Phänotypen wirksam ist und ihre Wirkung nur im Isolieren der in der Population vorhandenen reinen Linien oder Biotypen besteht. Innerhalb der reinen Linien ist die Selektion dagegen wirkungslos. Johannsen's an verschiedenen Bohnen und Gerstenrassen gewonnene Resultate sind von Hanel (1907) für die Tentakelzahl von *Hydra* und von Jennings (1908) für verschiedene Eigenschaften von *Paramaecium* bestätigt worden. Beide Autoren stimmen auch darin mit Johannsen überein, dass es auch in Populationen für die Selektion eine Grenze gibt, an der sie wirkungslos wird, weil sie zuletzt immer zur Isolierung reiner Linien führt.

Johannsen hat nun aber selbst zugeben müssen, dass auch, allerdings nur selten, in reinen Biotypen neue erbliche Varianten auftreten. Diese müssen in dem enormen Material, mit dem die natürliche Selektion arbeitet, natürlich viel häufiger sein als in Garten- oder Laboratoriumskulturen. Damit ist aber eigentlich alles gewährleistet, was die Selektionstheorie braucht. Denn sobald in einem Biotypus neue erbliche Varianten auftreten, ist er zum Phänotypus, zur Population, geworden und damit der Wirkung der Selektion wieder zugänglich gemacht. Es ist mir unbegreiflich, wie das von Johannsen selbst und seinen Anhängern übersehen werden konnte.

Es lässt sich aber auch zeigen, dass Johannsen's Beweisführung überhaupt hinfällig ist, weil ihr eine grobe Verwechslung zugrunde liegt.

Wenn die Wirkung der Selektion nur im Isolieren reiner Linien besteht, so dürfte es in der freien Natur, wo die Selektion ja seit ungemessenen Zeiträumen wirksam ist, überhaupt nur reine Linien geben. In der Tat ist aber das Gegenteil der Fall: wir finden nur Populationen oder Phänotypen. Sind also etwa die Experimente von Johannsen, Hanel, Jennings samt und sonders fehlerhaft angestellt? Mit nichten, der von Johannsen gemachte Fehler liegt vielmehr in der Übertragung seiner Resultate auf die in freier Natur herrschenden Zustände.

Johannsen hat ganz einfach künstliche und natürliche Selektion gleichgesetzt und damit die ganze Verwirrung angestiftet. Die von ihm und seinen Nachfolgern gewählte Zuchtmethode der Reinkultur oder der individuellen Nachkommenbeurteilung muss allerdings unbedingt zur Isolierung reiner Linien führen und innerhalb dieser fast wirkungslos werden. Denn wenn ein bestimmter Typus durch viele Generationen rein gezüchtet wird, muss sein Keimplasma schließlich so einheitlich werden, dass neue Variationen nur noch äußerst selten auftreten.

Die natürliche Zuchtwahl befolgt nun aber eine prinzipiell andere Methode und erzielt daher auch ganz entgegengesetzte Resultate. Sie wählt aus der Population nicht etwa einzelne charakteristische Typen aus und züchtet diese in Reinkultur weiter, wie das Johannsen und seine Nachfolger taten, sondern sie merzt nur einige und zwar die unter den gegebenen Bedingungen nicht erhaltungsfähigen Biotypen aus, während sie alle anderen konserviert. Sie isoliert keine reinen Linien, sondern sie beschränkt sich darauf, einen Teil von ihnen zu vernichten. Die übrigbleibenden bilden noch immer Populationen und der natürlichen Zuchtwahl fehlt es so nie an Material. Durch ihr vom gärtnerischen Standpunkt, den Johannsen einnimmt, recht unvollkommene Methode wahrt sie sich so den ewigen Bestand ihres Machtbereiches.

In seltenen Fällen kann die natürliche Zuchtwahl sich allerdings der von Johannsen angewandten Methode nähern und dann auch eine annähernde Bestätigung seiner Aufstellungen bringen. Die Zahl der in einer natürlichen Population enthaltenen Biotypen kann natürlich sehr verschieden sein, je nach den Bedingungen, unter denen eine Art lebt. Werden diese sehr ungünstige, so werden nur wenige reine Linien ausdauern können, alle anderen, nicht so vollkommen angepassten, werden ausgemerzt werden. Man kann sich so sehr wohl ein Milieu vorstellen, das nur einem einzigen Biotyp die Lebensmöglichkeit schafft. Dann, aber auch nur in diesem extremen Falle, wird die natürliche Zuchtwahl ebenso arbeiten wie

die Methode der individuellen Nachkommenbeurteilung und dann auch ähnliche Wirkungen erzielen. Sie wird dann einen bestimmten Typ auswählen, der so lange unverändert bleiben muss, als die Lebensbedingungen, die zu seiner Bildung führten, dieselben bleiben. Ganz streng wird dieser Fall in der Natur wohl nie realisiert worden sein. Aber Annäherungen an ihn kommen in der Tat vor. In der angegebenen Weise müssen wir uns z. B. die Dauertypen entstanden denken, welche uns die Paläontologie kennen lehrt und die ihre Veränderlichkeit ganz eingebüßt zu haben scheinen. Solche bestanden vielleicht wirklich nur aus einem Biotyp. Sie bilden aber immer sehr seltene Vorkommnisse, denn die meisten von ihnen werden nur kurzlebig gewesen sein. Die Einbüßung der Variabilität muss ja bei jeder Änderung des Milieus zum Aussterben der Art führen. Wo, wie es die Regel ist, die Lebensbedingungen reichlichere und mannigfaltig sind, wird auch die Zahl der Biotypen in jeder Population eine große sein. Es ist daher auch ein alter Erfahrungssatz, dass jede Spezies in ihrem Verbreitungszentrum am variabelsten ist. Hier sind eben im Laufe der Zeit eine Menge unter den gegebenen Verhältnissen erhaltungsfähiger Biotypen entstanden. Gegen die Grenze ihres Wohngebietes pflegen die Arten einförmiger zu werden, weil hier die Lebensmöglichkeit nur noch für einen Teil der Biotypen gegeben ist, oder mit anderen Worten, weil ein Teil ein gewisses Areal nicht überschreiten kann ohne seine Erhaltungsfähigkeit zu verlieren. So bilden die ausgewanderten Linien auch ohne geographische Isolierung Populationen von neuer Zusammensetzung, die durch Auftreten neuer Biotypen sich immer weiter von der Stammform entfernen und allmählich zu neuen Arten werden können. Wir erhalten so wieder ein ganz ähnliches Bild vom Prozess der Artbildung, wie wir es oben aus dem vergleichenden Studium der Temperaturexperimente und der Lokalvarietäten gewonnen haben. Der Unterschied besteht nur darin, dass wir es dort mit Varietäten zu tun hatten, die durch klimatische Einflüsse hervorgerufen werden, während Johannsen's Biotypen spontan, d. h. aus uns noch unbekannten Ursachen, entstehen sollen. Die Wirkung der Zuchtwahl ist aber in beiden Fällen dieselbe. Und Johannsen's Arbeiten, die eine Revolution in der deszendenztheoretischen Forschung herbeigeführt haben sollen, von denen manche Forscher eine neue Epoche der Biologie datieren wollen, erweisen sich einfach als sehr willkommene Bestätigungen der noch immer ebenso heiß als vergeblich bekämpften Selektionstheorie. Insofern sind sie auch für Fragen der Artbildung immerhin nicht ohne Bedeutung, und deshalb musste ich sie hier etwas ausführlicher behandeln.

Den Neo-Mendelianern aber ist Johannsen so sympathisch, weil er die Bedeutung der diskontinuierlichen Variation ebenso

überschätzt wie sie. Denn er erklärt ausdrücklich: „Mutation bleibt (neben der Neukombination von Genen bei Kreuzungen) als einzig sicher nachgewiesene Form der Neubildung von Biotypen übrig" (1909, p. 464). Da aber nach Johannsen die Entstehung neuer Arten die Bildung neuer Biotypen zur Grundlage hat, ist die Mutation auch die einzige Quelle für die Artbildung. Johannsen geht also noch ein gut Stück über de Vries hinaus, der doch auch andere Faktore wenigstens in bescheidenem Maße gelten ließ.

Aber seltsam genug — der apodiktischen Behauptung Johannsen's widerspricht aufs eklatanteste der ganze Gang seiner eigenen Untersuchungen. Sind die Biotypen wirklich, wie Johannsen annimmt, durch Mutation entstanden, so können sie bei Kreuzung untereinander natürlich keine intermediäre Nachkommenschaft ergeben; auch in einer Population können dann keine Mittelformen existieren, vielmehr muss jedes Individuum der Repräsentant einer reinen Linie sein. Johannsen's mühevolle „exakte" Züchtungen wären dann also ganz unnütz gewesen. Aus jeder beliebigen Population hätte er ohne große Mühe die in ihr enthaltenen reinen Linien jederzeit einfach auslesen können.

Wir sehen denn auch, dass andere Forscher, die sich mit dem Studium von Populationen und reinen Linien beschäftigten, zu wesentlich anderen Resultaten gekommen sind als Johannsen. Zwar stimmt Hanel (1908) ihm in allen Stücken zu. Aber für die uns jetzt interessierende Frage lassen sich aus ihren Untersuchungen über die Erblichkeit der Tentakelzahl bei *Hydra* schlechterdings keine Gesichtspunkte gewinnen. Ihre Arbeit kann daher füglich unberücksichtigt bleiben. Jennings (1910) dagegen gibt an, dass die von ihm aus Populationen von Paramaecien isolierten reinen Linien sich oft nur durch minimale Differenzen unterscheiden, und spricht sich daher auch mit Entschiedenheit gegen die Mutationstheorie aus. Ebenso findet Woltereck (1909) bei *Daphnia longispina* die verschiedenen isolierbaren Biotypen immer durch Übergänge verbunden und konnte ihr allmähliches Entstehen direkt beobachten, ja durch Milieuänderungen sogar selbst hervorrufen. Er verneint daher auch mit aller Bestimmtheit, dass der Mutation eine erhebliche Rolle bei der Artbildung zukomme. Und dabei ist nicht zu verkennen, dass Woltereck's Versuche viel „exakter" sind als die von Johannsen. Denn da sein Material viel günstiger war, konnte er eine Gleichmäßigkeit der Milieubewegungen erzielen, die vollkommen genannt werden darf. Es kamen in seinen Kulturen also höchstens Differenzen in der Ernährung von Ei und Embryo im mütterlichen Körper in Betracht, während bei Kultur von Pflanzen auf Versuchsfeldern oder -beeten immer mit erheblichen Unterschieden in den Milieubedingungen der einzelnen Individuen gerechnet werden muss.

Resumieren wir zum Schluss den Gang unserer Untersuchung, so ergibt sich, dass die vor 5 Jahren von mir aufgestellten Sätze über Variation, Vererbung und Artbildung noch heute zu Recht bestehen. Und die moderne „exakte Erblichkeitslehre", weit entfernt meine Schlüsse zu entkräften, liefert im Gegenteil nur neue Beweise für ihre Richtigkeit, sobald nur die Ergebnisse der Experimente vorurteilsfrei beurteilt und richtig gedeutet werden. Solange man es aber z. B. mit Hanel (1908) als die „erste Sorge" betrachtet, alle neuen Befunde mit den Mendel'schen Regeln „in Einklang zu bringen", ist eine vorurteilsfreie Forschung überhaupt unmöglich.

Ferner kann nicht oft genug wiederholt werden, dass in den biologischen Wissenschaften das Experiment der unausgesetzten Kontrolle bedarf durch die viel sicherer arbeitende vergleichende Methode. Hätten die Neo-Mendelianer das nicht vergessen, so hätten sie sich manche Irrtümer ersparen können. Und, als vor 2 Jahren Darwin's hundertster Geburtstag gefeiert wurde, hätte die Festfreude viel ungetrübter sein können. Jener halb süffisante, halb mitleidige Ton, mit dem in so manchen Gedächtnisreden und Festschriften das Werk des Meisters besprochen wurde, war ebenso unberechtigt wie überflüssig. Tatsächlich haben gerade die experimentellen Forschungen der letzten Jahre, die angeblich einen so gewaltigen Fortschritt über Darwin hinaus bedeuten, recht betrachtet, keine seiner Theorien erschüttern können, sondern nur einige, allerdings recht schätzenswerte Beweise für deren Richtigkeit geliefert. So hätte der Darwinismus zu seinem 50jährigen Jubiläum einen vollen, reinen Triumph feiern können, wenn nur der wahre Stand der Dinge nicht so furchtbar verkannt worden wäre. Solange allerdings die heute übliche, grenzenlose Überschätzung des Experiments anhält, besteht die Gefahr, auf die Pearson (1910) eindringlich hingewiesen hat, dass mit Darwin's Theorie auch seine Methode in Vergessenheit gerate. Diese aber besteht bekanntlich in stetigem Zusammenarbeiten von Experiment und vergleichender Beobachtung unter gegenseitiger Kontrolle der beiden Forschungsweisen.

Literaturverzeichnis.

1909. Bateson, W., Mendel's Principles of Heredity. Cambridge.
1910. Blaringhem, L., Les règles de Naudin et les lois de Mendel relatives à la disjonction des descendances hybrides. In: C. R. Acad. Paris. Tome 152.
1909a. Castle, W. E., A Mendelian View of Heredity. In: Science (2), Vol. 29.
1909b. — In Collaboration with H. E. Walter, R. C. Mullenix and S. Cobb. Studies of Inheritance in Rabbits. In: Contrib. Zoöl. Labor. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll. Nr. 199.
1907. Correns, C., Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts, nach Versuchen mit höheren Pflanzen. In: Arch. Rass.- u. Ges.-Biol., 4. Jahrg.
1909. Davenport, C. B., Inheritance of Characteristics in Domestic Fowl. Washington.

1907. Fick, R., Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. In: Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch., 16. Bd.
1901. Fischer, E., Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. In: Allg Zeit. Entomol., 6. Bd.
1873. Fischer, J. v., Iltis (*Mustela putorius*) und Frett (*Mustela furo*). In: Zool. Garten, 14. Jahrg.
1906. Groß, J., Über einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation. In: Biol. Centralbl., 26. Bd.
1908. Hanel, E., Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von *Hydra grisea*. Jenaische Zeit. Naturw., 43. Bd.
1888. Hartwig, W., Zur Fortpflanzung einiger Landschnecken. In: Zool. Garten, 29. Jahrg.
1889. — Zur Fortpflanzung einiger Heliciden. Ibid., 30. Jahrg.
1908. Jennings, H. S., Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. 2. Heredity and Variation of Size and Form in *Paramaecium*, with Studies of Growth, Environmental Action and Selection. In: Proc. Amer. Phil. Soc. Philadelphia, Vol. 47.
1910. — Experimental Evidence on the Effectiveness of Selection. In: Amer. Natural., Vol. 44.
1903. Johannsen, W., Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena.
1909. — Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Deutsche, wesentlich erweiterte Ausgabe in 25 Vorlesungen. Jena.
1904. Lang, A., Über Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. In: Festschr. Ernst Haeckel. Jena.
1906. — Über die Mendel'schen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. In: Verh. Schweiz. Naturf. Ges., 88. Jahresversammlung.
1908. — Über die Bastarde von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L., Eine Untersuchung zur experimentellen Vererbungslehre. Mit Beiträgen von H. Bosshard, Paul Hesse und Elisabeth Kleiner. Jena.
1909. — Über Vererbungsversuche. In: Verh. Deutschen Zool. Ges., 19. Jahresversammlung.
1910. — Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. In: Zeit. Indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. 4. Bd.
1880. Liebe, Th., Die Färbung des gemeinen Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris*). In: Zool. Garten, 21. Jahrg.
1901. Mendel, G., Versuche über Pflanzenhybriden (1865 u. 1869), herausgeg. von Erich Tschermack, in: Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften. Leipzig.
1910. Pearson, K., Darwinism, Biometry and some Recent Biology, I. In: Biometrika, Vol. 7.
1908. Plate, L., Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Ein Handbuch des Darwinismus, 3. Aufl. Leipzig.
1910. — Vererbungslehre und Deszendenztheorie. In: Festschr. Richard Hertwig, 2. Bd. Jena.
1883. Roux, W., Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Eine hypothetische Erklärung. Leipzig 1883. Auch abgedruckt in: Roux, Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen, 2. Bd. Leipzig 1895.
1903. Schröder, Ch., Die Zeichnungsvariabilität von *Abraxas grossulariata*, gleichzeitig ein Beitrag zur Deszendenzlehre. In: Allg. Zeit. Entomol., 8. Bd.
1885. Simroth, H., Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. In: Zeit. Wiss. Zool., 42. Bd.

1905. Simroth, H., Über einige Folgen des letzten Sommers für die Färbung von Tieren. In: Biol. Centralbl., 25. Bd.
1906. — Über den schwarzen Hamster, als typische Mutation. Ibid., 26. Bd.
1908. — Über den Einfluss der letzten Sonnenfleckenperiode auf die Tierwelt. In: Verh. Deutschen Zool. Ges., 18. Jahresversammlung.
1896. Standfuß, M., Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge. Jena.
1898. — Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren. In: Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges., 36. Bd.
1906. — Die Resultate dreißigjähriger Experimente mit Bezug auf Artenbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. In: Verh. Schweiz. Naturf. Ges., 88. Jahresversammlung.
1907. — Jüngste Ergebnisse aus der Kreuzung verschiedener Arten und der Paarung zweier Lokalrassen derselben Art. In: Mitt. Schweiz. Entomol. Ges., 11. Bd.
1909. — Hybridationsexperimente. In: Proc. 7. Internat. Zoöl. Congr. Cambridge, Massachusetts.
1906. Tower, W. L., An Investigation of Evolution in Chrysomelid Butles of the Genus *Leptinotarsa*. In: Carnegie Publ., Nr. 48.
1910. — The Determination of Dominance and the Modification of Behavior in Alternative (Mendelian) Inheritance, by Conditions Surrounding or Incident upon the Germ Cells at Fertilization. In: Biol. Bull., Vol. 18.
1906. Trouessart, E. L., Sur les sous-espèces de l'Écureuil d'Europe (*Sciurus vulgaris*). In: Bull. Mus. Hist. Natur. Paris, Tome 12.
1906. Tschermak, E., Über die Bedeutung des Hybridismus für die Deszendenzlehre. In: Biol. Centralbl., 26. Bd.
1903. Vries, H. de, Die Mutationstheorie. Leipzig.
1892. Weismann, A., Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena.
1909. Wilson, E. B., The Chromosomes in Relation to the Determination of Sex. In: Science Progress.
1909. Woltereck, R., Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. In: Verh. Deutschen Zool. Ges., 19. Jahresversammlung.

Neapel, Februar 1911.

Die Enzyme und ihre Wirkung.

Von **J. Rosenthal.**

(Schluss).

Ob nur ungeordnete oder eine bestimmte geordnete Bewegung herbeigeführt wird, hängt sehr wesentlich von der Wellenlänge des absorbierten Lichts ab. Die Schwingungszahlen der für unser Auge sichtbaren Lichtstrahlen liegen etwa zwischen 400 und 800 Billionen in der Sekunde. Die chemischen Wirkungen dieser Strahlen sind je nach ihrer Wellenlänge verschieden. Die oben angeführte Zerlegung von Silbersalzen kommt hauptsächlich durch die kurzwelligen unter den sichtbaren Strahlen und die für unser Auge unsichtbaren Strahlen von noch geringerer Wellenlänge, die sogen. ultravioletten Strahlen, zustande. Die für das Pflanzenleben so wichtige Zerlegung des Kohlendioxyds in den chlorophyllhaltigen Pflanzenzellen vorzugsweise durch die viel langsameren Schwingungen, welche in unserm Auge die Empfindung des Rot bewirken. Aber mit den Ätherschwingungen, welche von leuchtenden Körpern ausgehen, ist das Bereich dieser Schwingungen durchaus nicht erschöpft. Wir

wissen jetzt, dass diese sogen. Lichtschwingungen elektrischer Natur sind, und wir sind imstande, elektrische Schwingungen zu erzeugen, deren Wellenlängen sich nicht wie die der Lichtschwingungen nach geringen Bruchteilen eines Millimeters, sondern nach Zentimetern, Metern oder sogar Kilometern berechnen.

Hier öffnet sich also ein weites Feld für neue experimentelle Forschung und hier setzt meine eigne Untersuchung ein. Vielleicht, sagte ich mir, gelingt es, durch elektrische Schwingungen von geeigneter Wellenlänge und geeigneter Beschaffenheit ähnliche Zerlegungen hochkomplizierter Stoffe herbeizuführen wie durch Enzyme. Solche elektrische Schwingungen werden durch materielle Körper ebenso wie die Schwingungen der Lichtwellen absorbiert. Wie es keinen absolut durchsichtigen Körper gibt, so gibt es auch kein absolutes Dielektrikum. In der Regel wird auch hier die strahlende Energie der elektrischen Schwingungen in ungeordnete Bewegungen umgewandelt werden und nur Erwärmung der absorbierenden Substanz bewirken. Unter geeigneten Umständen aber kann es gelingen, einen Teil dieser Energie in geordnete Bewegung von solcher Art zu verwandeln, dass chemische Zerlegung eintritt.

Diese Voraussicht ist in Erfüllung gegangen. Es ist mir gelungen, gewisse hochkomplizierte Körper, welche durch Enzyme zerlegt werden, in ganz gleicher Weise zu spalten, indem ich sie der Einwirkung elektrischer Schwingungen bestimmter Art aussetzte.

Ich ging bei meinen Versuchen von der bekannten, schon vor 65 Jahren von M. Faraday gemachten Entdeckung des Zusammenhangs von Licht und Magnetismus aus[5]). Die Polarisationsebene eines Lichtstrahls, welcher sich in einem magnetischen Kraftfeld parallel zur Achse des Feldes fortpflanzt, wird gedreht, und zwar entweder nach rechts oder nach links, je nachdem die Fortpflanzung der Lichtschwingungen vom Nord- zum Südpol oder umgekehrt erfolgt. In einem solchen Kraftfeld hat man sich, sagte ich mir, den Äther als in einem Zustand der Spannung befindlich vorzustellen. Wenn aber das Kraftfeld schwankt, so müssen Ätherschwingungen eigner Art entstehen. Von diesen vermutete ich, dass sie auf jene Körper zerlegend wirken werden[6]).

5) M. Faraday, Experimental Researches. XIX. series. Philos. Transactions 1846. S. 1. Übersetzung von S. Kalischer. Bd. III. S. 1ff.

6) Diese Schwingungen sind, wie man sieht, von etwas anderer Art als die gewöhnlich mit dem Namen „elektrische Schwingungen“ belegten, die ich als Hertz'sche Schwingungen bezeichnen möchte. Sie kommen mit dem überein, was in benachbarten Leitern die Induktionserscheinungen hervorruft. Da es sich um periodisch verlaufende Zustandsänderungen des Äthers handelt, so dürfen wir aber für sie unzweifelhaft auch die Bezeichnung „Schwingungen“ gebrauchen. Sie lassen sich am passendsten als „Rotationsschwingungen“ auffassen.

Ich brachte deshalb die zu verändernden Stoffe entweder in wässeriger Lösung oder, wenn sie unlöslich waren, in Wasser aufgeschwemmt in ein Solenoid und leitete durch dessen Windungen elektrische Ströme, welche in regelmäßiger Folge entweder einfach unterbrochen oder in ihrer Richtung gewechselt wurden. So lange die Ströme nach Intensität und Richtung konstant blieben, konnte, wie zu erwarten war, keine Veränderung der eingeführten Stoffe beobachtet werden. Waren aber die Ströme schwankend, so traten Zerlegungen ein, wie sie bei den betreffenden Substanzen durch Enzyme hervorgerufen werden.

Hauptbedingung für die Erzielung eines positiven Erfolges sind unter allen Umständen ganz bestimmte Zahlen der Unterbrechungen oder Richtungswechsel. Sind diese nicht getroffen, so bleibt der Erfolg aus. Statt dessen tritt als Folge der Absorption der Schwingungen nur Erwärmung ein. Hat man aber die richtige Frequenz getroffen, so kann man Zerlegung erhalten, auch wenn die Erwärmung sehr geringfügig ist. Ganz zu vermeiden ist sie niemals. Erstlich entsteht in den Windungen des Solenoids Joule'sche Wärme, welche zum Teil auf die innerhalb des Solenoids befindliche Substanz übergeht[7]). Zweitens entstehen in der Flüssigkeit durch Induktion kreisförmig verlaufende Wirbelströme. Denn wenn auch die Substanzen, mit denen gearbeitet wird, Nichtelektrolyte und deshalb Nichtleiter der Elektrizität sind, so ist doch das benutzte destillierte Wasser nicht in dem Maße chemisch rein, um ein vollkommener Isolator zu sein. Immerhin müssen diese Wirbelströme sehr schwach sein und können nur wenig Wärme liefern. Daneben aber wird ein großer Teil der Energie der Schwingungen, um deren Wirkungen es sich bei unseren Versuchen handelt, von der in das Solenoid eingeführten Substanz absorbiert. Wenn die Frequenz richtig getroffen ist, dann wird ein Teil dieser Energie in diejenige geordnete Bewegung übergeführt, welche den Effekt hat, die Substanz zu zerlegen, und nur der Rest tritt als ungeordnete Bewegung in Gestalt vermehrter Energie der unzerlegten Molekeln, d. h. als Temperatursteigerung, auf.

Durch diese Erfahrung wird jeder Verdacht beseitigt, dass die beobachtete Zerlegung eine Folge der Erwärmung sein könnte. Abgesehen davon, dass gelinde Erwärmung, wie sie in den gut gelungenen Versuchen eintritt, innerhalb der Versuchsdauer nachweislich keine hydrolytische Spaltung herbeiführt, zeigt sich ja eben, dass Spaltung und Erwärmung zwei differente Wirkungen der Stromschwankungen sind, zwei Summanden, von denen der eine sehr gering sein kann, während der andere erhebliche Wirkungen ausübt.

7) Um diesen Teil der Wärmeentwickelung in mäßigen Grenzen zu halten, muss der Ohm'sche Widerstand des Solenoids möglichst gering und die Zahl der Windungen nicht zu groß sein.

Aus demselben Grunde ist es auch ausgeschlossen, dass irgendwelche andere Nebenwirkungen der elektrischen Schwankungen sekundär die Zerlegung bewirken. Man könnte daran denken, dass in den Windungen des Solenoids durch Induktion hohe Spannung entsteht und diese in der Flüssigkeit Ionen freimacht, oder dass die Ionisation in der Flüssigkeit selbst durch die oben erwähnten, wenn auch schwachen Wirbelströme entsteht. Aber alle diese Vermutungen halten nicht Stich vor der Grundtatsache, dass eben nur bei ganz bestimmten Frequenzen die Zerlegung eintritt, bei zu geringen oder zu hohen dagegen ausbleibt. Aus alledem folgt, dass die Erscheinungen, von welchen ich spreche, nichts mit elektrolytischen oder sekundär elektrolytischen Vorgängen zu tun haben. Ganz abgesehen davon, dass die wirkenden Ströme nur allein in den Solenoidwindungen verlaufen und die Stoffe, auf welche gewirkt wird, Nichtelektrolyte sind, können auch die schwachen, sekundär entstehenden Ströme nicht für die Wirkung verantwortlich sein, da diese Wirkung dann nicht ausschließlich an ganz bestimmte Schwingungszahlen gebunden sein könnte.

Diese wirksame Schwingungszahlen festzustellen, ist sehr schwierig. An theoretischen Anhaltspunkten, sie im voraus zu bestimmen, fehlt es ganz und gar. Man ist daher vollkommen auf das Probieren angewiesen. Ich habe außerordentlich viel Zeit verloren dadurch, dass ich anfangs mit hochfrequenten Schwingungen arbeitete, wie man sie nach den Methoden von Hertz u. a. erhält. Die Intensität dieser Ströme ist ja an und für sich gering; außerdem werden sie durch die Selbstinduktion des zu meiner Anordnung notwendigen Solenoids geschwächt, ja bei sehr hohen Frequenzen vollkommen ausgelöscht, da dann das Solenoid als Drosselspule wirkt. Ich ging dann zu Schwingungen von sehr geringen Frequenzen über. Entweder leitete ich den von der städtischen Zentrale gelieferten Strom direkt durch die Solenoidwindungen unter Einschaltung eines hydrolytischen Unterbrechers und einer passenden Selbstinduktion. Oder ich brachte das Solenoid in den Nebenschluss eines Flammenbogens zusammen mit einer Kapazität und einer veränderlichen Selbstinduktion. Oder ich schaltete das Solenoid direkt in den Stromkreis zusammen mit einem Grisson'schen Unterbrecher und einer sehr großen Kapazität. Im ersten Falle erhält man unterbrochenen Gleichstrom, im zweiten Wechselströme von annähernd sinuodalem Verlauf[8]), im dritten unterbrochenen Gleichstrom, dessen Richtung wegen der Einrichtung des Grisson-Unterbrechers von Zeit zu Zeit wechselt, wenn man das Solenoid zwischen Kommutator und Kondensator schaltet. Die Frequenzen, welche man mit der

8) Der Verlauf der Ströme wird um so mehr von der Sinusform abweichen, je größer die Selbstinduktion im Nebenkreise ist. In meinen Versuchen war diese immer groß.

ersten und dritten Methode erhalten kann, können auf einige Hundert in der Sekunde getrieben werden; bei der zweiten Methode gelangt man, je nach der Größe der eingeschalteten Kapazität und Selbstinduktion, bis zu sehr hohen Schwingungszahlen. Die Stromstärke wurde durch einen veränderlichen Vorschaltwiderstand passend abgestuft. In den Wirkungskreis wurde ein Hitzdrahtamperemeter eingeschaltet. Dieses gestattet zwar, da es sich um veränderliche Ströme handelt, keine sichere Messung der benutzten Stromstärken, gibt aber doch eine ungefähre Vorstellung von denselben. Die in meinen Versuchen benutzten, am Hitzdrahtamperemeter abgelesenen Stromstärken lagen in der Regel zwischen 5 und 10 Ampere, stiegen aber in einzelnen Fällen bis auf 15 Ampere.

Die so erhaltenen Schwingungen erwiesen sich als wirksam für fast alle von mir bisher geprüften Stoffe. Es zeigte sich aber, worauf ich schon hingewiesen habe, dass für jeden Stoff bestimmte Frequenzen wirksam sind, dass also die für einen Stoff gefundenen Frequenzen bei anderen Stoffen ganz unwirksam bleiben. Diese charakteristischen Frequenzen für alle Stoffe zu bestimmen, ist aus den angeführten Gründen äußerst schwierig und zeitraubend. Ob Zerlegung eingetreten ist, wird je nach der Natur der Stoffe entweder durch chemische Reaktionen oder durch die Änderung des Drehungsvermögens für polarisiertes Licht festgestellt.

Eine für Stärke wirksame Frequenz liegt zwischen 440 und 480 Schwingungen in der Sekunde. Das gilt ebensowohl für unterbrochenen Gleichstrom wie für Wechselstrom. Eine ganz genaue Angabe über die Frequenz vermag ich nicht zu machen, da ich leider mit den mir zu Gebote stehenden Mitteln eine absolute Konstanz der Frequenz nicht erreichen konnte. Hat man eine passende Frequenz getroffen, so kann man den allmählichen Zerfall der Stärkemolekeln in kleinere Gruppen mit dem Auge verfolgen. Der anfangs dicke Stärkekleister wird dünnflüssiger; die großen Klumpen zerfallen zu einem feinkörnigen Schlamm, dessen Körnchen sich beim Stehenlassen senken und von einer fast klaren Flüssigkeit abscheiden. Letztere wird anfangs bei Zusatz von Jod noch rein blau, in späteren Stadien rosenrot, endlich bleibt sie ganz ungefärbt. Die gewöhnlichen Zuckerproben fallen anfangs vollkommen negativ aus, dann treten sie andeutungsweise auf, später werden sie ganz deutlich. Dabei fand ich sehr häufig, dass in einem gewissen Stadium bei Zusatz von verdünntem Kupfersulfat zu der alkalisch gemachten Probe kein Kupferoxydhydrat ausgefällt wurde, sondern mit tiefblauer Farbe gelöst blieb, aber bei Erhitzung nicht reduziert wurde. Auf dieses Stadium folgte ein anderes, in welchem die Reduktion zwar eintrat, aber erst nach dem Kochen der Probe, ähnlich wie man das bei Anstellung der Trommer'schen Probe mit Maltose sehen kann. Später erst trat starke Reduktion schon

bei mäßiger Erwärmung ein, wie es für Glukose charakteristisch ist. Aus alledem geht hervor, dass die hydrolytische Spaltung der hochkomplizierten Stärkemolekeln in kleinere Gruppen ganz allmählich erfolgt und in ganz ähnlicher Reihenfolge, wie es bei der Einwirkung diastatischer Enzyme der Fall ist.

Ich habe mich bei den Versuchen mit Stärke länger aufgehalten, weil es mir an ihr am besten gelungen ist, den Verlauf der hydrolytischen Spaltung in ihren einzelnen Stadien zu verfolgen. Das liegt wohl zum Teil daran, dass ich die hierzu erforderlichen Frequenzen mit den mir zu Gebote stehenden Hilfsmitteln herstellen konnte, ohne die Stromstärke auf ein zu geringes Maß herabzudrücken.

Niedrigere Frequenzen als für die Stärke habe ich bisher nur für Proteine wirksam gefunden, welche bei 320—360 Wechseln in der Sekunde in Albumosen und Peptone zerlegt werden konnten. Alle anderen von mir untersuchten Körper (Glukoside, Disaccharosen) erforderten viel höhere Frequenzen; doch unterlasse ich es, Zahlenwerte anzugeben, da ich diese erst durch erneute Versuche sicherstellen möchte.

Nichtsdestoweniger glaube ich als Ergebnis meiner bisherigen Versuche schon jetzt behaupten zu dürfen, dass die verschiedensten hochkompliziert gebauten Stoffe, welche durch Enzyme hydrolytisch spaltbar sind, in ganz analoger Weise zerlegt werden durch die Einwirkung elektromagnetischer Schwingungen von der Art, wie sie in meinen Versuchen benutzt wurden.

Es ist sehr auffällig, dass die als wirksam befundenen Frequenzen so niedrig liegen. Wir stellen uns die hypothetischen Schwingungen der Atome und Atomkomplexe innerhalb der Molekeln jedenfalls mit viel größeren Frequenzen vor, als die von mir als wirksam gefundenen Unterbrechungen. Aber man muss bedenken, dass die von mir benutzten Methoden niemals Schwingungen von sinuoidalem Verlauf geben. Das ist selbst bei Benutzung der zweiten oben angegebenen Methode, Flammenbogen mit Kapazität und Selbstinduktion, nicht der Fall. Die so erzeugten elektrischen Schwingungen sind also stets von mehr oder minder starken Obertönen begleitet. Einer dieser Obertöne, dessen Schwingungszahl also irgendein ganzes Vielfaches der benutzten Unterbrechungszahl ist, kann deshalb die wirksame Frequenz erreichen. Hierfür spricht, dass ich die Zerlegung der Stärke auch öfter bewirken konnte, wenn ich statt 440 Unterbrechungen in der Sekunde nur 220, 660 oder 1320 in der Sekunde anwandte[9]). Es wird also die Aufgabe weiterer

9) Diese Zahlen beanspruchen nur annähernde Gültigkeit. Leider reichten die mir zu Gebote stehenden Hilfsmittel nicht aus, die Frequenzen längere Zeit konstant zu erhalten und zuverlässig zu bestimmen. Die angegebenen Zahlen sollen so verstanden werden, dass Frequenzen zwischen 220—240, 440—480, 660—720, 1320—1440 wirksam befunden wurden.

Untersuchung sein müssen, die eigentlich wirksame Frequenz herauszufinden. Vorläufig glaube ich aber soviel behaupten zu dürfen, dass für jede zerlegbare Substanz eine Reihe von Unterbrechungszahlen wirksam ist, welche ganze Vielfache der als wirksam befundenen niedrigsten Unterbrechungszahl sind und dass unter diesen eine bestimmte, erst noch zu bestimmende Frequenz die eigentlich wirksame ist, so dass Wirkung nur erhalten werden kann, wenn ein Oberton von dieser Frequenz und genügender Stärke in dem angewandten Klang von niedriger Frequenz enthalten ist.

Ob dies der Fall ist, hängt natürlich nicht nur von der Höhe des Grundtons, sondern auch von der Klangfarbe, d. h. in unserem Falle von dem zeitlichen Verlauf der Stromschwankung ab, kann also sehr verschieden sein je nach der Methode, durch welche die Unterbrechungen erzeugt werden. So erklärt es sich, dass die Unterbrechungen durch elektrolytische Unterbrecher bei gleicher Frequenz der Unterbrechungen häufig bessere Wirkungen zeigen als die durch den Flammenbogen. Erstere sind eben reicher an Obertönen, geben also die größere Wahrscheinlichkeit, dass der unbekannte, eigentlich wirksame Oberton vorhanden sei. Auf die gleichen Umstände lässt es sich wohl zurückführen, dass die in ihrem Verlauf der Sinusform mehr entsprechenden Ströme im Nebenschluss des Flammenbogens, wie ich oft zu beobachten Gelegenheit hatte, zwar die ersten Stadien der Zerlegung der Stärke geben, aber nicht bis zum Auftreten der Glukose fortschreiten.

Immerhin glaube ich auf Grund meiner Versuche behaupten zu dürfen, dass es gelingt, durch elektrische Schwingungen von der Art, wie ich sie benutzt habe, Zerlegungen ähnlicher Art hervorzubringen wie durch Enzyme. Sehen wir dies als erwiesen an, so haben wir darin eine wesentliche Stütze der oben dargestellten Theorie der Enzymwirkungen. Die Zerlegung kann dann angesehen werden als Folge einer durch Resonanz hervorgebrachten Verstärkung der intermolekularen Bewegungen, welche zur Sprengung der die Molekel zusammensetzenden Atomgruppen und Freimachung kleinerer Gruppen führt, die sich durch Anlagerung von OH-Gruppen zu neuen, beständigen Molekeln ergänzen.

Es ist eine für die Theorie der Enzyme wichtige Tatsache, dass, soweit unsere bisherige Erfahrung reicht, alle die Stoffe, welche durch Enzyme zerlegt werden, ein oder mehrere asymmetrische Kohlenstoffatome enthalten. Dass dies auch für die Molekeln der Enzyme gilt, ist in hohem Maße wahrscheinlich. Nun liegt es nahe anzunehmen, dass die Art der inneren Bewegung der Atome und Atomgruppen innerhalb des Molekularkomplexes von der Anordnung der Atome abhängt. Während wir uns die Schwingungen der ganzen Molekeln als in geraden Linien vorgehend zu denken haben, werden die schwingenden Bewegungen der Atome je nach

der Natur der Atomkombination mannigfach verschiedenartige Gestaltungen zeigen. Dass diese Bewegungen sich zum Teil auf den in den Atominterstitien enthaltenen Äther übertragen, dürfen wir aus der Tatsache schließen, dass alle Stoffe mit asymmetrischen Kohlenstoffatomen die Polarisationsebene der sie durchsetzenden Lichtstrahlen ablenken. Eine gleiche Ablenkung erfahren die Lichtstrahlen, wenn sie ein elektromagnetisches Kraftfeld durchsetzen; die Polarisationsebene wird nach rechts gedreht, wenn sich der Lichtstrahl vom Nord- zum Südpol fortpflanzt, nach links, wenn seine Fortpflanzung entgegengesetzt gerichtet ist.

Ein derartiges Kraftfeld wird dargestellt durch ein von einem elektrischen Strom durchflossenes Solenoid. Bringen wir in das Solenoid einen materiellen Körper, so befindet sich der in den Interstitien des Stoffs enthaltene Äther in einem abnormen Spannungszustand, aber nicht in schwingender Bewegung. Wechselt die Stromstärke (oder die Stromrichtung), so gerät der Äther in Schwingungen, welche man als Rotationsschwingungen bezeichnen und mit denjenigen vergleichen kann, welche man in der Optik als Zirkumpolarisation bezeichnet. Von diesen eigenartigen elektrischen Schwingungen setze ich voraus, dass sie auf die materiellen Atome einwirken, wie umgekehrt ja auch die Atombewegungen auf den Äther, was aus den eben angeführten optischen Erscheinungen gefolgert werden muss. Und solche Einwirkungen können, so nehme ich an, unter Umständen zur Lockerung des Atomverbandes und damit zur Zerlegung der Molekeln in einfachere Atomkomplexe führen.

Ich sage: unter Umständen, d. h. wenn die Verhältnisse nicht richtig getroffen sind, wird der Effekt nur Temperaturzunahme sein. Zu diesen richtigen Umständen gehört aber vor allem die richtige Frequenzzahl der Unterbrechungen. Da wir von vornherein gar nichts über diese Frequenz wissen, also rein auf das Ausprobieren angewiesen sind, so wird man verstehen, dass derartige Versuche sehr zeitraubend sind und dass ihre Erfolge in hohem Grade von Glückszufällen abhängen. Gebietet man über eine Anzahl positiver Versuche und kann man zeigen, dass nicht Nebenumstände das Ergebnis herbeigeführt haben können, so ist damit der von uns gesuchte Beweis erbracht, dass Energiezufuhr von außen in geeigneter Form die chemische Spaltung der hochzusammengesetzten Stoffe in einfachere Komponenten veranlassen kann. Damit ist also die zweite unserer oben (S. 190) aufgestellten Hypothesen als brauchbare Unterlage für eine Theorie der Enzymwirkungen dargetan.

Über unsere erste Hypothese kann ich mich kurz fassen. Sie enthält nichts, was uns hindern könnte, sie als Hypothese zuzulassen, wenn wir auch zu ihrer näheren Begründung nicht viel

hinzufügen können. Wir haben Grund zu der Vermutung, dass den Enzymen ebenso wie den von ihnen zerlegten Stoffen, ein oder mehrere asymmetrische Kohlenstoffe zukommen. Die hypothetischen Schwingungen der Atome innerhalb der Molekeln werden daher bei ihnen ebenso wie bei jenen Substanzen, wie ich annehme, nicht in geraden Linien vor sich gehen. Nehmen wir nun an, dass jedem Enzym eine ganz bestimmte Art von Eigenbewegung seiner Atome zukomme, dann sehen wir ein, weshalb ein solches Enzym auch nur auf einen bestimmten Stoff oder auf eine Gruppe von Stoffen zu wirken vermag, deren Eigenschwingungen von ähnlicher Art sind. Dann erhält Emil Fischer's schönes Gleichnis vom Schlüssel und Schloss einen anschaulichen Inhalt und wir sind zu einer wirklich brauchbaren Theorie der Enzymwirkungen gelangt.

Über eine beim Phototropismus des Lasius niger L. beobachtete Eigentümlichkeit.

Von Osw. Polimanti.

Schon oft, namentlich im Sommer, habe ich gegen Eintritt der Abenddämmerung eine große Menge gewöhnlicher fliegender Ameisen (*Lasius niger*, L.) in den Straßen Neapels herumfliegen gesehen. Bei aufmerksamer Beobachtung sieht man, dass sie alle auf die großen Bogenlampen (500—1000 Kerzen) zufliegen und dort zu Hunderten herumflattern, während keine oder nur einige um die kleinen elektrischen Glühlampen (30—50 Kerzen), Gaslampen oder Lampen mit Auer'schem Glühlicht herumfliegen.

Ich wollte mir nun Aufklärung über diese Form von Phototropismus verschaffen, über die Eigenschaft, die diesen Tieren innewohnt, dass sie auf eine Lichtquelle zufliegen, von welcher Stärke diese auch sein mag, ja, dass sie die stärkste Lichtquelle auswählen, nach dieser Stelle hinfliegen und dort bleiben.

Als ich die Literatur über dieses Thema zu Rate zog, fand ich im Buche von Rádl[1]) eine Hindeutung auf diese Erscheinung, die meine Aufmerksamkeit auf sich gezogen hatte: (S. 108) „Die Orientierung gegen die Lichtquelle ist nur der Phototropismus in seiner einfachsten Form, während die Möglichkeit auch weniger helle Punkte fixieren zu können, schon eine höhere Form des Phototropismus ist."

Rádl führt aber keine Beobachtungen oder Experimente an, die er etwa an Tieren in dieser Hinsicht gemacht hätte; er erwähnt nur diese Tatsache und gibt keine Erklärung für den Übergang von der einen zu der andern von diesen Formen von Phototropismus.

1) Rádl, E. Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere. Leipzig, W. Engelmann, 1903.

Und doch würde es sich im Falle des *Lasius* um eine absolut umgekehrte Erscheinung handeln, da er sich nach den hellsten Stellen wendet und sich von dort nicht entfernt, während er die weniger beleuchteten Stellen ganz unbeachtet lässt.

Rádl lässt die Annahme Davenport's[2]) (1897—1899) durchaus nicht gelten, nach welchem Autor eine doppelte Orientierung gegen das Licht vorhanden sein soll, eine gegen die Lichtquelle (Phototropismus), die andere gegen die verschiedenen Lichtintensitäten (Photopathie); ja, er ist der Ansicht, dass kein Experiment oder wenigstens kein beweiskräftiges Eperiment vorliegt, das zugunsten einer solchen Anschauung sprechen könne.

Wir werden sehen — ohne dass wir zu derartigen mehr oder minder seltsamen Erklärungen unsere Zuflucht nehmen müssen — dass es sich in dem von mir angeführten Falle des *Lasius* nur um eine gewöhnliche Erscheinung von Phototropismus handelt.

Wie uns wohl bekannt ist (Loeb-Bohn), werden Tropismen alle diejenigen Bewegungen genannt, bei welchen Wille und Bewusstsein des Tieres gar keine Rolle spielen, die nichts Psychisches an sich haben und nicht die Resultante von Assoziationserscheinungen sind, denen das Tier häufig nicht widerstehen kann; diese automatischen, unwiderstehlichen Bewegungen haben den Zweck, den Organismus nach der Richtung des Reizmittels hin zu orientieren und sichern so sein Gleichgewicht.

Bei den Tropismen verfolgt das Tier gewissermaßen fatalistisch seinen Weg, den man a priori feststellen und, wenn viele Kräfte in Frage kommen, genau als den Teil definieren kann, der auf eine jede der bestimmenden Kräfte trifft; es zeigt sich dabei eine mathematische Genauigkeit und eine fast astronomische Sicherheit: das Tier ist nicht mehr imstande freiwillig von dem Wege abzugehen, der ihm durch die Kräfte der Außenwelt vorgeschrieben wird, wie ein Planet, der sich um die Sonne dreht.

Wie bekannt, wendet sich ein phototropisches Tier, wenn es sich zwischen zwei gleichen Lichtquellen befindet, weder nach der einen noch nach der andern, sondern bleibt zwischen beiden, so dass die kombinierte Wirkung von zwei Lichtern eine gleichmäßige Beleuchtung der beiden Körperhälften bewirkt. Darin besteht eines der Mittel, um den Phototropismus von der Sehempfindung zu unterscheiden; denn ein Tier, das sich unter dem Einfluss dieser Empfindung befindet, wendet sich gegen das eine oder das andere dieser Lichter.

—

2) 1. Davenport, C. B. Experimental morphology. New York 1897. — 2. Davenport and Cannon, W. B. On the determination of the direction and rate of movement of organismus by lyght. Am. J. of Phys. 1897. — 3. Davenport and Lewis F. L. Phototaxis of Daphnia. Science N. S. 9. 1899.

Befindet sich jedoch das Tier, welches eine Ebene von funktioneller Symmetrie darstellt, zwischen zwei Lichtquellen von verschiedener Intensität, so ist es leicht verständlich, dass die beiden Hälften auf verschiedene Weise beleuchtet werden, die eine mehr, die andere weniger.

Und da die Tropismen die Folge der bilateralen Anordnung der verschiedenen Stücke der tierischen Maschine sind, so folgt daraus, dass, damit sie eintreten, beide Hälften demselben Einfluss ausgesetzt sein müssen. In unserem Falle wird der *Lasius* an einer Hälfte von einem schwachen, an der andern von einem sehr starken Licht beleuchtet; alsdann wendet sich das Tier automatisch, bis seine beiden Körperhälften einen gleichen Reiz von seite der betreffenden Kraft empfangen, d. h. gegen das sehr starke Licht, welches das schwache verdrängt und als Macht, als Kraft seine Stelle einnimmt. Von diesem Augenblick an ist der Weg, den das Tier verfolgt, derart, dass in jedem Moment die Symmetrie der Reizung beibehalten wird.

In der Tat verharrt der *Lasius* immer in konstantem Fluge um die stärkste Lichtquelle herum, weil nur auf diese Weise seine beiden Hälften gleichmäßig beleuchtet bleiben.

Wie man wohl einsieht, ist auch in diesem Falle die Wendung des *Lasius* nach einer stärkeren Lichtquelle für uns kein Anzeichen einer psychischen Tätigkeit des Tieres, einer Wahl dieses Lichtes, die es auf Grund einer Ideenassoziation trifft: es ist ein reiner und einfacher Phototropismus und nichts anderes.

Wenn die Bewegung einmal richtig eingeleitet ist, so ist dies die einzige Art und Weise, wie konstant Symmetrie in der Reizung der beiden Körperhälften des Tieres beibehalten werden kann, und der verfolgte Weg kann bei Anwendung der einfachen Gesetze der Mechanik und der Physik im voraus aufgezeichnet werden.

Damit ein Tropismus zustande kommt, genügt es nicht, dass die Tiere sich um bestimmte Punkte herum gruppieren, die sich als wahre und eigentliche Attraktionszentren zu verhalten scheinen; sie müssen auch gewisse bestimmte Wege verfolgen.

In unserem Falle ist der Weg genau bestimmt, vorgezeichnet durch die größere Lichtintensität, die geeignet, ist die beiden symmetrischen Hälften des Tieres gleichmäßig zu beleuchten und alle anderen Lichtquellen von geringerer Intensität verdrängt, die um das Tier herum sind; letzteres kann sich aber nicht nach diesen wenden, weil es alsdann unregelmäßig beleuchtet würde.

Neapel. Zoologische Station, Mai 1910.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. **15. April 1911.** **№ 8.**

Inhalt: **Brunnthaler**, Zur Phylogenie der Algen. — **v. Frisch**, Über den Einfluss der Temperatur auf die schwarzen Pigmentzellen der Fischhaut. — **Kohlbrugge**, Kultur und Gehirn. — Berichtigung.

Zur Phylogenie der Algen.

Von **Josef Brunnthaler**, Wien.

Die phylogenetischen Verhältnisse der Algen sind schon des öfteren Gegenstand von Betrachtungen gewesen. Es scheint jedoch, dass immer zu sehr das Hauptgewicht auf die rezenten Formen gelegt und dadurch häufig unrichtige Schlüsse gezogen wurden. Die heute lebenden Algen sind die Abkömmlinge der ältesten Reihen oder Stämme des Pflanzenreiches, in vielen Fällen Endglieder; die verbindenden Zwischenglieder fehlen meist gänzlich, und es ist daher eine nähere verwandtschaftliche Beziehung der einzelnen Gruppen untereinander meist gar nicht zu erwarten. Das an und für sich für unsere Erkenntnis der niederen Organismen so überaus fruchtbringende Studium der Flagellaten hat leider in der kritiklosen Verwendung seiner Ergebnisse zu phylogenetischen Schlüssen geführt, welche wenig Anspruch auf Logik haben. Der Vergleich von phylogenetisch ganz ungleichwertigen Formen, die Ableitung scheinbar höher organisierter von scheinbar tiefer organisierten Formen führte zu falschen Ergebnissen. Die lebenden Flagellaten sind als Endglieder einer eigenen Reihe oder Stammes anzusehen und daher für die Verwandtschaftsverhältnisse der rezenten Algen nur mit Vorsicht heranzuziehen.

Um zu richtigeren Vorstellungen zu gelangen als dies bisher der Fall war, dürfte es vor allem notwendig sein, die äußeren Ver-

hältnisse festzustellen, unter welchen sich die Algen entwickelten, und wie sich diese Verhältnisse im Laufe der Erdperioden veränderten.

Es soll in den folgenden Ausführungen versucht werden, diese Verhältnisse festzustellen und die allgemeinen Schlüsse daraus abzuleiten.

Die spezielle Phylogenie der rezenten Algen darzustellen ist einem zweiten Aufsatz vorbehalten.

Die Algen (Schizophyceen sind im folgenden, als einer anderen Entwickelungsreihe angehörig, stets ausgeschlossen) sind in einer sehr frühen Erdperiode entstanden. Die ersten Spuren, welche wir als Algenreste ansprechen können, treten bereits im Kambrium auf und deuten bereits auf eine verhältnismäßig hohe Organisation hin. In den präkambrischen Schichten sind nur durch das Auftreten von Nestern oder Schmitzen von Kohle oder Graphit Andeutungen vorhanden, dass die Algen bereits eine große Rolle in der Zusammensetzung des damaligen organischen Lebens spielten. Nachdem es keinem Zweifel unterliegen kann, dass die ersten Ansammlungen von tropfbarflüssigem Wasser, welche auf der erkaltenden Erde möglich waren, Salzwasser enthielten, kommen für eine phylogenetische Betrachtung nur marine Formen in Betracht. Die Untersuchungen der paläoklimatischen Verhältnisse der Erde haben ergeben, dass wir annehmen müssen, dass zur Zeit der ältesten Ablagerungen, welche Organismen enthalten, im großen und ganzen bereits die klimatische Zonengliederung vorhanden war. Es muss daher die ziemlich weit verbreitete Vorstellung, dass die ganze Erde durch Eigenwärme eine ziemlich gleichmäßige Temperatur besaß, viel weiter zurückverlegt werden, als dies bisher geschah, und zwar in präkambrische Zeiten. Dass es eine Zeit gab, zu welcher derartige Verhältnisse herrschten, kann als sicher angenommen werden, ebenso, dass damals bereits die Erde mit ausgedehnten Meeren bedeckt war. Das Meersalz stammt von der Tätigkeit der Fumarolen der in den ältesten Erdperioden überaus starken vulkanischen Tätigkeit.

Wenn wir die übrigen äußeren Verhältnisse betrachten, wie sie damals auf der Erde bestanden, können wir wohl mit Sicherheit annehmen, dass infolge der großen Erdeigenwärme und der damit im Einklang stehenden starken Verdampfung, die Erde in einen dichten Wasserdampfmantel eingehüllt war, der das Eindringen der Sonnenstrahlen sehr behinderte und eine Selektion der Strahlen verursachte. Die Atmosphäre wirkte als trübes Medium, so dass nicht nur, wie Abney[1]) gezeigt hat, eine bedeutende Schwächung der kurzwelligen brechbareren Strahlen stattfinden musste, sondern

1) Philosophical Trans. 1887 und 1893.

auch die Gesamtintensität des diffusen Tageslichts als eine sehr geringe anzunehmen ist. Nach Engelmann[2]) liegt das Maximum der Assimilationskurve der Rhodophyten ungefähr bei 570 $\mu\mu$, zwischen D und E, im grünen Spektralbezirk. Langley hat nun nachgewiesen, dass die bolometrisch messbare größte Energie der Strahlung bei hohem Sonnenstand bei ca. 550 $\mu\mu$ liegt, welche sich bei sinkender Sonne bis ungefähr 650 $\mu\mu$ verschiebt. Diese Übereinstimmung der Assimilationskurve mit dem Maximum der Strahlungsenergie sowie die komplementäre Farbe der Rotalgen zu der Farbe des Spektralbezirkes der größten Strahlungsenergie ist keinesfalls eine zufällige. Wir müssen vielmehr annehmen, dass in den Erdperioden, in welchen die ersten Algen entstanden, eine sehr geringe Intensität der Beleuchtung herrschte. Die Dunsthülle der Erde war zweifellos eine derartig dichte, dass die diffuse Beleuchtung geringer war als selbst bei den dichtesten in der Jetztzeit vorkommenden Nebeln. Die Schwächung der durch dieses trübe Medium gehenden Strahlen als ganz gleichmäßig angenommen, blieben immer die grünen Strahlen am längsten wirksam. Es ist nun nicht verwunderlich, dass die ältesten Algen, und als solche müssen wir die Rhodophyten aus verschiedenen noch zu erörternden Gründen ansehen, komplementär angepasst wurden.

Der im vorstehenden gemachte Versuch einer Erklärung der Farbe der Rhodophyten als Anpassung an die grünen Strahlen widerspricht nicht den ausgezeichneten Ausführungen Stahl's[3]) über die Laubfarbe der grünen Pflanzen als Anpassung an das jetzige Himmelslicht, da die Rhodophyten wohl als die ersten höher organisierten Pflanzen anzusehen sind, welche in Erdperioden sich entwickelten, als noch von den jetzigen ganz verschiedene Verhältnisse herrschten.

Der Gedankengang, der zu dieser Auffassung führte, findet eine Stütze in den Versuchen Oltmann's[4]), der Rhodophyten hinter Tuschprismen zog, hinter welchen sie gut gediehen und sogar zur Fruchtbildung schritten. Die Rhodophyten sind nicht nur imstande, mit geringen Lichtmengen auszukommen, sie sind sogar direkt auf dieselben angewiesen, sollen sie gut gedeihen. Im Einklang damit steht auch ihr Vorkommen in dunklen Grotten oder zwischen dichten Rasen anderer Algen, wenn sie an der Oberfläche des Meeres wachsen; ihr sonstiges Vorkommen sind die tieferen Regionen der Meere.

Die Regionen Oerstedt's[5]) und insbesondere die Anschauungen Engelmann's[6]) über die Verteilung der Algen in vertikaler Rich-

2) Bot. Ztg. 41, 1883 und 42, 1884.

3) Zur Biologie der Chlorophylls. Laubfarbe und Himmelslicht, Vergilbung und Etiolement. Jena 1909.

4) Flora 80, 1895.

5) De regionibus marinis. Hauniae 1844.

6) Bot. Ztg 41, 1883.

tung sind nach dem Vorhergehenden teilweise anders zu deuten. Die Rhodophyten waren ursprünglich keine Bewohner tieferer Regionen. Erst im Laufe der Zeit, infolge der Aufhellung der Erdatmosphäre, als die Einwirkung des diffusen Tageslichtes eine kräftigere und für die Rhodophyten bereits ungünstigere wurde, bevorzugten sie die tiefer gelegenen Regionen, wenn ihnen nicht durch Höhlungen, Grotten od. dgl. Schutz gegen zu grelles Licht geboten wurde. Die weiteren Ausführungen Engelmann's treffen dann vollkommen zu. In den tieferen Meeresschichten sind wieder die grünen und blauen Strahlen vorherrschend, welche von den Rhodophyten gut ausgenutzt werden können. Es sei hier auch noch auf die mannigfachen Lichtschutzeinrichtungen hingewiesen, welche die Rhodophyten aufweisen, und welche mancher Art ermöglichen, an Orten mit stärkerem diffusen Tageslicht zu existieren.

Die Rhodophyten besitzen als Chromophyll in erster Linie Phykoerythrin, über welches leider viel weniger bekannt ist als über Chlorophyll, welches den Rhodophyten, soweit sie untersucht sind, ebenfalls nicht fehlt. Eine Eigentümlichkeit des Phykoerythrins ist seine Wasserlöslichkeit, welche jedenfalls in Beziehung zum Medium (Meerwasser) steht. Außerdem soll auch ein dem Karotin entsprechender Farbstoff vorkommen und ein blauer Farbstoff. Das Phykoerythrin ist nicht nur auf die Rhodophyten beschränkt, sondern wurde von Hansen[7]) auch für *Bryopsis*, *Taonia* und *Dictyota* nachgewiesen, ein Vorkommen, das sehr interessant und nur phylogenetisch zu erklären ist. Über die chemische Konstitution des Phykoerythrins konnte nichts in der Literatur gefunden werden, so dass die gleich zu äußernde Ansicht lediglich hypothetischen Wert haben kann.

Wenn wir die Chromophylle als eine Anpassung an die Lichtverhältnisse betrachten, so müssen wir auch annehmen, dass im Laufe der Erdperioden mit Rücksicht auf die geänderten Lichtverhältnisse die komplementäre Adaptation eine andere geworden ist. Wir müssen die Entstehung der braunen und grünen Chromophylle als eine komplementäre Anpassung an das gebotene Licht auffassen. Die ganze Frage ist jedoch keine einfache Frage der optischen Verhältnisse allein, zweifellos spielen hierbei sowohl die Temperatur als auch die ernährungsphysiologischen Verhältnisse eine große Rolle. Was die Temperatur anbelangt, so ist es eine allbekannte Tatsache, dass im allgemeinen die Rhodophyten Bewohner der warmen Meeresteile sind, was ja phylogenetisch ganz begreiflich ist. Ob nicht auch die Wärme eine Rolle bei der Entstehung dunkler gefärbter Chromophylle spielt, soll nicht näher erörtert werden. Es sei nur bemerkt, dass bei Kulturversuchen, welche der Verfasser

7) Mitt. zool. Stat. Neapel, 11, 1893.

mit einer Schizophycee (*Glocothece rupestris*) anstellte[8]), durch Kultur bei höherer Temperatur stets ein Dunklerwerden des Chromophylls erzielt werden konnte. Über die Ernährung der Rhodophyten ist bisher leider wenig bekannt geworden. Ob rein autotrophe oder fakultativ heterotrophe Ernährung möglich ist, wissen wir nicht. Noch schwieriger ist die Beantwortung der Frage nach den mutmaßlichen Ernährungsverhältnissen der Uralgen. Es wird damit eine physiologische Grundfrage aufgerollt, wie sich die ersten pflanzlichen Organismen ernährten.

Nach den neueren Untersuchungen, besonders Pütter's[9]), ist das Meer nicht so stickstoffarm, wie bisher angenommen wurde; es ist nicht lediglich eine mineralische Nährsalzlösung, es enthält vielmehr so viel gelöste organische Substanz, dass wir mit fast ebensoviel Recht von einer organischen Nährlösung reden können, welche im Stoffhaushalt des Meeres eine sehr große Rolle spielt. Das Meer hatte zur Zeit der Entstehung der Algen keinesfalls weniger, eher mehr gelöste Substanzen enthalten. Die Ernährung der ersten Rhodophyten war zweifellos eine überwiegend heterotrophe und auch die rezenten Rhodophyten nehmen zweifellos aus dem Meerwasser ebenfalls organische Verbindungen auf.

Um eine Vorstellung über die Ernährungsweise der ersten Rhodophyten zu bekommen, dürfte es vielleicht lehrreich sein, die Ernährung der Schizophyceen zu betrachten, also einer Reihe oder eines Stammes, der unbedingt älter als die Rhodophyten ist.

Die Schizophyceen, eine ganz abseits, ohne jede Verbindung mit den anderen Reihen oder Stämmen des Pflanzenreiches stehende Gruppe, deren heute lebende Vertreter eine verhältnismäßig einfache Organisation zeigen, vereinigen in sich alle Möglichkeiten des Ernährungsmodus. Wir finden auch eine ganze Reihe von Chromophyllen, welche den Chromophyllen der anderen Pflanzen nahestehen, wenn nicht identisch sind, bei den Schizophyceen wieder. Wir sehen, wie sich der Schritt von der heterotrophen zur autotrophen Ernährung langsam vorbereitet und schließlich beinahe vollzieht. Wir können konstatieren, welch wichtige Rolle die Chromophylle hierbei spielten; wir sehen aber auch, wie bei den Schizophyceen die Entwickelungsmöglichkeit bald begrenzt ist durch das Fehlen geformter Farbstoffträger und eines echten Kernes.

Für die Ansicht, dass wir in den Rhodophyten die ältesten Algen vor uns haben, sprechen aber noch andere Tatsachen. In erster Linie das fast vollständige Fehlen aller niedrig organisierten Rhodophyten und von freischwimmenden Formen, sowie der Umstand, dass nur wenige Süßwasserbewohner bekannt sind.

8) Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, mathem.-natnrw. Kl., 118, Abt. I, 1909.

9) Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena 1909.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die ersten pflanzlichen Organismen freischwimmende waren; die festgewachsenen sind stets angepasste Formen. Nur bei einer phylogenetisch sehr alten Gruppe ist das fast vollständige Fehlen der niedrig organisierten, der einfachen Formen erklärlich. Die Rhodophyten waren als Bewohner der warmen Meeresteile in denkbar günstigen äußeren Verhältnissen. Die ungestörteste Entwickelungsmöglichkeit war gegeben, es ist daher gar nicht zu erwarten, dass die niedrig organisierten Formen erhalten geblieben sind; wurden sie doch im Kampf ums Dasein von den besser organisierten und besser angepassten Formen verdrängt. Die Tendenz aller Organismen vom einfacheren zum komplizierteren Bau fortzuschreiten, welche wohl nicht geleugnet werden kann, hat bei den warme Meere bewohnenden Rhodophyten, nicht nur relativ, sondern auch absolut genommen, ziemlich hoch organisierte Formen hervorgebracht, deren Vorfahren alle ausgestorben und deren paläontologische Reste nur sehr spärlich und meist nicht deutbar auf uns gekommen sind. Die große Mannigfaltigkeit an Formen, welche die Rhodophyten aufweisen, wird auch durch die günstigen äußeren Bedingungen verständlich.

Die Entwickelungstendenz aller Organismen geht nach allen möglichen Richtungen, ziel- und wahllos. Eine Abänderung wird nur dann ausgemerzt werden, wenn sie direkt schädlich ist, Zwecklosigkeit allein wirkt nicht vernichtend. Eine Fülle von Bildungen bei den Rhodophyten wird nur verständlich, wenn wir sie als zwecklose, aber für die Pflanze nicht schädliche auffassen. Es ist gewiss unrichtig, alles als Anpassungen anzusehen. Ein endgültiges Urteil, was Anpassung, was zwecklose Bildung oder was vererbte Form ist, dürfte schwer sein, muss aber auseinanderzuhalten versucht werden.

Unter den lebenden Organismen, welche man als Stammformen der Algen angesprochen hat, unter den sogenannten Flagellaten, finden sich keine Formen, welche mit den Rhodophyten auch nur die geringste Verwandtschaft zeigen. Die wenigen rotgefärbten Formen, welche wir kennen, gehören einer Gruppe an, in welcher die Farbe des Chromoplasten noch nicht zu einer strengen Fixation gekommen ist, einer Gruppe, die ich polychrom nennen möchte. Überdies ist die Zusammengehörigkeit der hierher gerechneten Formen eine recht zweifelhafte.

Es sei schon hier nachdrücklichst darauf hingewiesen, dass die immer mehr und mehr beliebte direkte Ableitung der Algen von den Flagellaten auf recht schwachen Füßen steht, soweit sie mit den rezenten Formen versucht wird, und von den ausgestorbenen Formen wissen wir nichts.

Die ganze Gruppe der Flagellaten ist ebenso das Endresultat der Entwickelung einer eigenen Reihe oder Stammes, deren jetzt

lebende Vertreter unendlich höher organisiert sind als ihre Vorfahren, welche als die Stammformen der Algen angesehen werden können. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass uns verhältnismäßig nur wenige marine Vertreter der Flagellaten bekannt sind. So wie bei den Rhodophyten alle niedriger organisierten Formen ausgestorben sind, hat die Masse der marinen Flagellaten dasselbe Schicksal, jedoch in verstärktem Maße getroffen. Den Flagellaten war jedoch eine größere Anpassungsfähigkeit eigentümlich, wodurch sich die relativ größere Zahl der Süßwasserbewohner und der Parasiten erklärt.

Das Studium der Flagellaten ist für den Ausbau des natürlichen Systems sehr wertvoll, die Hoffnung, enge verwandtschaftliche Beziehungen mit den Algen aufzufinden, dürfte aber wohl vergeblich sein. Die Flagellaten können uns jedoch in erster Linie Aufklärung geben über die Lebensverhältnisse einzelliger Organismen, wie sie in vergangenen Erdperioden lebten, über deren Physiologie und Biologie. Es sei hier beispielsweise auf die interessanten Erklärungen hingewiesen, welche Pascher[10]) über die Koloniebildung gibt.

Die ältesten pflanzlichen Organismen waren jedenfalls einzellig und freischwimmend; ob selbstbeweglich, ist bereits zweifelhaft, wird jedoch ziemlich allgemein angenommen. Im Falle der Richtigkeit dieser Annahme ist für die Lösung phylogenetischer Fragen das Studium der Schwärmer der Algen das aussichtsreichste und wichtigste Problem, können wir doch erwarten, dass bis zu einem gewissen Grade die Ontogenie die abgekürzte Phylogenie zeigt. Die Rhodophyten lassen hier jedoch im Stiche. Die rezenten Formen haben eine so große Ahnenreihe hinter sich, dass nur wenige Formen primitive Ausbildung zeigen. Schwärmer kommen überhaupt nicht mehr vor. Der Vergleich mit den Antophyten (in Hinsicht auf Organisationshöhe), welche ebenfalls bei ihrer Befruchtung der beweglichen Spermatozoiden entbehren, welche ihre Vorfahren besaßen, drängt sich unwillkürlich auf.

Die Rhodophyten und ebenso die Phaeophyten haben nur wenige Vertreter im Süßwasser. Die Anpassungsfähigkeit dieser beiden Gruppen scheint in dieser Richtung eine geringe zu sein. Nur wenige Formen, darunter meist niedrig organisierte, sind Bewohner des Süßwassers. Sie sind vorwiegend Angehörige der gemäßigten Zonen, jedenfalls sehr alte Formen, welche keinerlei weitere Entwickelung aufweisen (z. B. *Bangia*, *Lemanea*) und als Endglieder aufzufassen sind. Die höher organisierten Süßwasserformen (*Bostrychia*, *Caloglossa*) finden sich in den Subtropen und Tropen. Der Salzgehalt des bewohnten Mediums spielt hier die entscheidende

10) Ber. D. Bot. Ges., 28, 1910.

Rolle. Das Chromophyll der Rhodophyten ist bei den meisten Formen nicht imstande, sich größeren Änderungen des Salzgehaltes anzupassen, wie Aussüßungsversuche mit Rhodophyten ergeben. Der Turgor der marinen Algen ist im allgemeinen ein höherer als derjenige der meisten Süßwasseralgen. Die Chlorophyceen sind die einzige Gruppe, welche sich verhältnismäßig leicht an Konzentrationsänderungen anpassen. Erst das Überwiegen des Chlorophylls gegenüber dem Phykoerythrin bei den ausgestorbenen Vorfahren der Rhodophyten, welche noch niedrig organisiert waren und von welchen die Chlorophyten teilweise abstammen dürften, ermöglichte ihnen, Süßwasserbewohner zu werden. Die geänderte Ernährungsweise (fast ausschließlich autotroph) und die stärkere Belichtung darf hierbei nicht außer acht gelassen werden.

Die vorstehend angeführten Gründe sprechen alle dafür, dass wir berechtigt sind, die Rhodophyten als die ältesten Algen anzusehen.

Die nächste Frage, welche zur Untersuchung kommen muss, ist die Feststellung des Alters der Phaeophyten, der Chlorophyceen und der Zygophyten.

Die Phaeophyten sind eine jüngere Reihe. Die rezenten Flagellaten, speziell die Chrysomonadinen, mit welchen sie gerne in nähere Beziehung gebracht werden, stehen nicht in näherer Verwandtschaft zu ihnen. Die Phaeophyten können zum Teil als Nachkommen der primitiven Vorfahren der rezenten gelbbraunen Flagellaten angesehen werden, sind aber jedenfalls sehr früh als eigene Gruppe abgezweigt, ein anderer Teil dürfte von Rhodophyten abgezweigt haben. Ihre Entwickelung setzte ein, als die Erde soweit abgekühlt war, dass sich Gebiete verschiedener Temperaturen, also klimatische Zonen bildeten. Es wurden auch die Beleuchtungsverhältnisse den heutigen ähnlich. Die gelbe Farbe der Chromatophoren ist eine Anpassung an das blaue Himmelslicht, welches damals noch sehr durch das trübe Medium des starken Wasserdampfgehaltes der Atmosphäre gemildert war. Die rezenten Phaeophyten sind eine Gruppe, welche eine besondere Anpassung an niedere Wassertemperaturen zeigt; ihre Hauptmasse ist in den kälteren Meeren der Erde verbreitet. Wir können diese Verbreitung ebenfalls phylogenetisch erklären. Die Phaeophyten waren infolge ihres Chromophylls besser befähigt, sich den neuen Verhältnissen, der geringeren Wasserwärme und der größeren Lichtfülle anzupassen. Die letztere, welche den Rhodophyten bereits schädlich war und sie zwang, tiefere Regionen aufzusuchen, konnte den gelb oder gelbbraun gefärbten Phaeophyten nichts anhaben, weil die hellgefärbten Chromoplasten das überflüssige Licht reflektieren und auf diese Weise eine zu große Erwärmung verhindern. Unsere Kenntnisse über das Chromophyll der Phaeophyten, das Phaeophyll (Phykochrom) sind leider nicht groß. Das Phaeophyll

ist so wie das Phykoerythrin wasserlöslich. Es werden mehrere braune Farbstoffe angegeben, außerdem enthalten die Phaeophyten noch Chlorophyll, welches dem Chlorophyll der höheren Pflanzen vollständig gleicht, und Karotin.

Das Chromophyll der Phaeophyten ist als eine Anpassung an die Lichtverhältnisse aufzufassen.

Die Phaeophyten sind ebenso wie die Rhodophyten fast ausschließlich auf die Meere beschränkt, und die früheren Ausführungen gelten auch für sie. Die außerordentliche Vielgestaltigkeit in der Ausbildung der Sexualorgane und das konstante Vorhandensein von Schwärmern weisen deutlich darauf hin, dass die Phaeophyten jüngeren Datums sind als die Rhodophyten. Sie haben aber nichtsdestoweniger ebenfalls eine bedeutende Organisationshöhe in der Ausbildung der Sexualorgane erreicht, wenn auch keine so hohe wie die Rhodophyten.

Es bleiben noch die als Zygophyten zusammengefassten Gruppen und die Chlorophyceen zu erörtern übrig.

Die Zygophyten umfassen die Peridineen, Bacillariaceen und Conjugaten. Ihre Abstammung von flagellatenartigen Organismen ist kaum zweifelhaft. Die Peridineen, in der Mehrzahl marin, zeigen noch die nächste Verwandtschaft mit rezenten Flagellaten. Die Bacillariaceen und Conjugaten sind stark abgeleitete Seitenzweige; die Conjugaten ausschließlich Süßwasserbewohner. Die meiste Aussicht auf Erfolg bei der Feststellung von Verwandtschaftsverhältnissen zwischen Zygophyten und Flagellaten dürften Studien über die Kerne und den Teilungsmodus dieser Gruppe haben, von welcher leider bisher nur wenig bekannt ist.

Die genauere Besprechung dieser Gruppen soll einer speziellen Arbeit über die Phylogenie der rezenten Algen vorbehalten bleiben.

In der Gruppe der Chlorophyceen sind bei Untersuchungen der Phylogenie so wie bei den Phaeophyten und Rhodophyten alle Süßwasserbewohner und Luftalgen auszuscheiden als speziell angepasst und stark abgeleitet. Die verbleibenden Formen sind in der überwiegenden Mehrheit hochorganisiert. Es ergibt sich also auch hier wieder, dass die niedrigorganisierten Formen ausgestorben sind. Die Süßwasserbewohner kommen nicht in Betracht. Es muss unbedingt daran festgehalten werden, dass die ganze Gruppe der sogen. Algen ihren Ursprung im Meere hat, und dass die Süßwasserbewohner spätere Anpassungen sind. Nur wenige marine freischwimmende Formen von Chlorophyceen sind uns bekannt (z. B. *Halosphaera*, *Pachysphaera*, *Meringosphaera*), doch ist es sehr unwahrscheinlich, dass sie ursprüngliche Formen sind. Genaue Untersuchungen über diese Arten sind sehr erwünscht.

Wenn wir von den Epiphyten unter den marinen Chlorophyceen als Anpassungsformen absehen, so finden wir die größte Gruppe

einander ziemlich nahestehender rezenter Formen bei den Siphonales, also hochorganisierte Formen.

Außerdem sind noch die Ulvaceen und Ulotrichaceen größere Gruppen mariner Chlorophyceen, jedoch niedriger organisiert.

Eine Reihe von Gattungen ist sowohl im Meere als auch im Süßwasser vertreten. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass bei jenen hochentwickelten Siphoneen, von welchen Vertreter im Süßwasser sowohl wie marin vorkommen, die isogamen Formen Bewohner der Meere, die oogamen des Süßwassers sind, letztere also die höher organisierten darstellen. Die Organisationshöhe der Rhodophyten erreichten die Chlorophyceen ebenfalls nicht. Die niedrigstorganisierten Formen sind nicht erhalten. Auch für die Chlorophyceen dürfte anzunehmen sein, dass sich ein Teil aus den Vorfahren der rezenten Flagellaten entwickelte, ein Teil jedoch von niedrigorganisierten Rhodophyten abzuleiten ist[11]). Die Chlorophyceen sind der jüngste Spross der ganzen Algengruppe. Die grüne Farbe ist eine Anpassung an das Himmelslicht der Jetztzeit, es gelten hier die Ausführungen Stahl's, so dass eine nähere Besprechung unnötig erscheint.

Dagegen dürfte es erwünscht sein, über die Pilze einige Worte zu sagen. Die Gruppe der Pilze wird als chlorophyllose Parallelgruppe zu den Chlorophyceen aufgefasst, welche durch Anpassung an spezielle Verhältnisse (saprophytische oder parasitische Lebensweise, Luftbewohner etc.) charakterisiert sind. Dieser Auffassung gemäß hat Wettstein[12]) die beiden Gruppen: Chlorophyceen und Fungi als Euthallophyta zusammengefasst. Die vorliegende Skizze ist nicht der Platz, auf die Phylogenie der Pilze näher einzugehen, es sei nur die Zusammengehörigkeit der beiden Reihen konstatiert.

Als Resultat der vorstehenden Betrachtungen hätten wir anzuführen:

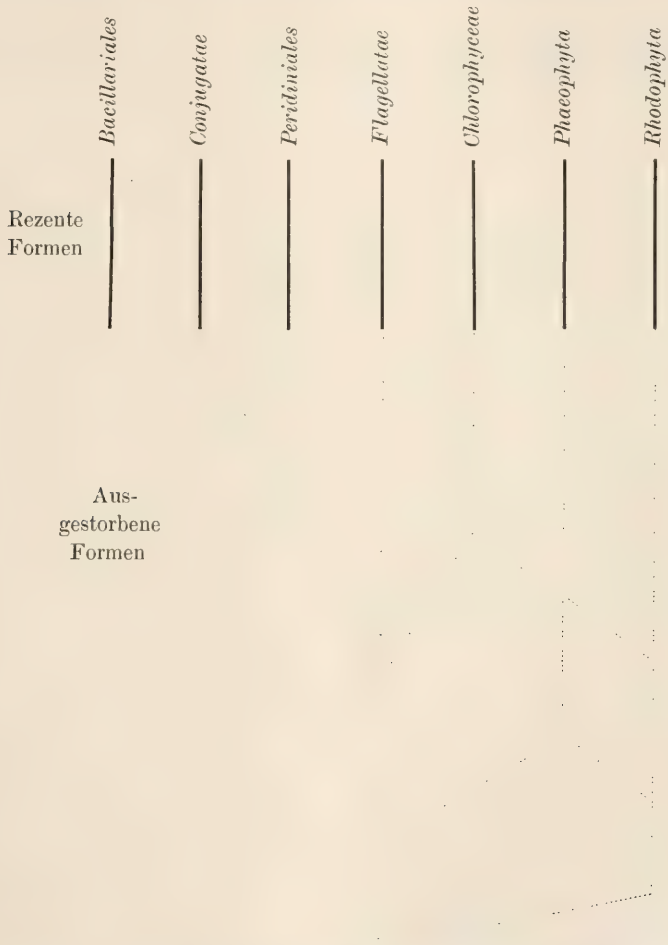
1. Die Chromophylle der Rhodophyten, Phaeophyten, Zygophyten und Chlorophyceen sind Anpassungen an die Lichtverhältnisse ihrer Entstehungszeit (komplementäre Adaptation).
2. Die rezenten Flagellaten sind Endglieder einer der ältesten Reihe oder Stammes der Organismen; eine direkte Verwandtschaft mit den rezenten Algen ist nicht nachweisbar.
3. Die Rhodophyten müssen als phylogenetisch älteste Algengruppe angesehen werden und haben ihren Ursprung in primitiven Vorfahren der Flagellaten.
4. Die Phaeophyten sind die nächst jüngere Gruppe, zum Teil ein Seitenzweig der Rhodophyten, zum Teil Abkömmlinge flagellatenartiger Organismen.

11) Vgl. über das Vorkommen von rotem Chromophyll das bereits über *Bryopsis* Gesagte p. 228.

12) Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl., 1910, p. 128.

5. Die Zygophyten stammen von Flagellatenvorfahren ab. Die Peridiniales zeigen verhältnismäßig die nächste Verwandtschaft mit den rezenten Flagellaten.
6. Die Chlorophyceen sind die jüngste Entwickelungsreihe, ebenso wie die Phaeophyten teilweise von Rhodophyten abstammend, teilweise von Flagellatenvorfahren.

Die vorstehenden Ausführungen ergeben folgendes Schema der verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Reihen:



Das Schema gibt nur ein ungefähres Bild der verwandtschaftlichen Beziehungen der Algenreihen. Es sei ausdrücklich bemerkt, dass wir einstweilen sowohl bei den Chlorophyceen als auch bei den Phaeophyten nicht konstatieren können, welche Formen Ab-

kömmlinge der Rhodophyten und welche von Flagellatenvorfahren abzuleiten sind. Vielleicht ergeben Zellstudien Anhaltspunkte hierüber. Das Schema kann auch nicht als bindend angesehen werden für die zeitliche Feststellung der Abzweigung der gleichfarbigen Reihen (*Conjugatae-Chlorophyceae*, *Bacillariales-Phaeophyta*) von Flagellaten resp. Rhodophyten.

Die vorliegenden Ausführungen sind als ein Versuch aufzufassen, die verschiedenen Algenreihen als Ergebnisse der Einwirkung äußerer Faktoren, in erster Linie des Lichtes, auf die Vorfahren der Flagellaten zu betrachten.

Über den Einfluss der Temperatur auf die schwarzen Pigmentzellen der Fischhaut.

Von **Karl v. Frisch.**

(Aus dem zoologischen Institut der Universität München.)

Wenn man sich die Angaben zusammenstellt, die über den Einfluss der Temperatur auf den Kontraktionszustand der Melanophoren bei den niederen Wirbeltieren gemacht worden sind, findet man eine Einstimmigkeit, über welche man auf dem an Widersprüchen reichen Gebiete des Farbenwechsels fast verwundert ist. Es wird allgemein behauptet, dass erhöhte Temperatur Aufhellung, also Kontraktion der Melanophoren, erniedrigte Temperatur Verdunklung, somit ihre Expansion bewirkt. Eine genauere Durchsicht der Beobachtungen führt aber zu einem recht unbefriedigenden Resultat. Die Versuche sind fast stets so angestellt worden, dass die ganzen Tiere der Wärme oder Kälte ausgesetzt wurden. Damit ist einer Reihe von Fehlerquellen Tür und Tor geöffnet, und so sind wir uns darüber, ob die Temperaturdifferenzen eine direkte Wirkung auf die Melanophoren ausüben, völlig im unklaren; gerade dies zu wissen wäre aber für die Physiologie der Pigmentzellen von Wichtigkeit.

Wenn Keller[1]) fand, dass bei Erwärmung auf 30—38° C. die Chamäleonen heller wurden als gewöhnlich, oder wenn Grijs[2]) für eine Anzahl Reptilienarten angibt, dass sie sich in der Wärme hell, in der Kälte düster färben, oder wenn Parker und Staratt[3]) an *Anolis* Braunfärbung bei 10° C., Grünfärbung bei 40—45° C. konstatierten, oder wenn Parker[4]) auch an *Phrynosoma* eine gleich-

1) Über den Farbenwechsel des Chamäleons und einiger anderer Reptilien. Pflüg. Arch. f. d ges. Physiol., Bd. 61, 1895, S. 129.

2) Zool. Garten, Jahrg. 40, 1899, S. 49—55.

3) Zit. in v. Rynberk, Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere. Asher und Spiro, Ergebn. d. Physiol., 5. Jahrg. (1. u. 2. Abt.), 1906, S. 471.

4) The influence of light and heat on the movement of the melanophore pigment, especially in lizards. Journal of exper. Zoology, Vol. 3, Nr. 3, S. 401—414, 1906.

sinnige Reaktion auf Temperaturdifferenzen feststellte, ist damit nicht bewiesen, dass Wärme unmittelbar die Kontraktion der Melanophoren begünstigt und Kälte ihre Expansion, wie Parker die Sache aufzufassen scheint; die Verfärbung kann ebensogut — um nur eine andere Möglichkeit zu erwähnen — durch psychische Vorgänge bedingt und so indirekt von dem Temperaturwechsel ausgelöst sein, und die Beobachtung von Tomasini und Consiglio[5]), dass das Chamäleon nicht nur bei sehr hoher (40—45° C.), sondern auch bei sehr niedriger (0—5° C.) Temperatur ganz hell wird, würde zu dieser Vorstellung sogar besser stimmen.

Dass Frösche bei Erwärmung, ja schon wenn man sie in die Hand nimmt, eine hellere Farbe annehmen (Hering und Hoyer[6]), kann in gleicher Weise auf eine psychische Erregung zurückzuführen sein. Dass in Eis gesteckte Laubfrösche unter sonst gleichen Verhältnissen dunkler wurden als andere, bei Zimmertemperatur gehaltene (Bimmermann[7]), kann einfach eine Folge der Erstarrung, der Lähmung des Zentralnervensystems sein. Dass in der Wärme gehaltene Salamanderlarven heller wurden als die Kältetiere (Fischel und Flemming[8]), kann mit Differenzen in der Sauerstoffversorgung der Pigmentzellen zusammenhängen (Sauerstoffreichtum wirkt auf die Melanophoren im Sinne der Expansion, Sauerstoffmangel bringt sie zur Kontraktion) und kann auch andere Ursachen haben. Dagegen hat Biedermann[9]) am Frosch einen Versuch gemacht, der die Frage zu entscheiden scheint. Er sagt auf S. 487: „Ganz allgemein scheint eine niedere Außentemperatur die Ausbreitung, eine höhere die Kontraktion der Chromatophoren zu begünstigen . . . Es fragt sich nur wieder, ob Wärme und Kälte die Chromatophoren direkt oder unter Vermittlung des Nervensystems beeinflussen. Da bei Temperaturschwankungen die Pigmentverschiebung auch dann noch eintritt, wenn an einer Extremität der Hauptnerv, alle Weichteile, und außerdem die mit den Gefäßen verlaufenden Nerven durchtrennt oder leitungsunfähig gemacht wurden, und da ferner auch an frisch abgetrennten, dunkel gefärbten Hautstücken

5) Zit. in v. Rynberk, l. c., S. 455.

6) Zit. in v. Rynberk, l. c., S. 499.

7) v. Rynberk, l. c., S. 502.

8) Fischel, Über Beeinflussung und Entwickelung des Pigmentes. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 47, 1896, S. 719—734. — Flemming, Über den Einfluss des Lichtes auf die Pigmentierung der Salamanderlarven. Detto Bd. 48, 1897, S. 369—374. — Flemming, Weitere Bemerkungen über den Einfluss von Licht und Temperatur auf die Färbung der Salamanderlarven. Detto Bd. 48, 1897, S. 690—692. — Fischel, Über den Einfluss der Pigmentierung durch Wärme und Licht. Sitzungsber. d. deutsch. naturw. mediz. Vereins für Böhmen „Lotos". Prag, Jahrg. 1896, S. 259—263.

9) Über den Farbenwechsel der Frösche. Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 51, 1892.

die postmortale Pigmentballung bei Erwärmung viel rascher erfolgt als sonst . . . scheint es sich hier um eine direkte Wirkung auf die Zellen zu handeln.“ Allerdings dürfte man einen solchen Schluss nur aus dem ersten Versuch ziehen; die zweite Tatsache, dass die Pigmentballung an abgetrennten Hautstücken in der Wärme rascher erfolgt, ist gewiss, ebenso wie bei Fischen[10]), dadurch zu erklären, dass in der Wärme der Sauerstoffmangel, als dessen Folge die postmortale Pigmentballung eintritt, sich früher geltend macht als in der Kälte. Aus einer kurzen Angabe von Ehrmann[11]) lässt sich nicht entnehmen, ob bei seinem Versuch Druckwirkung oder eine Erregung der pigmentomotorischen Nerven in der Haut durch die Wärme ausgeschlossen war: „Ich legte eine etwas über 1 cm im Durchmesser haltende scheibenförmige Metallkapsel, die von Wasser von 38° C. durchflossen war, auf die Rückenhaut eines dunkelgrauen und eines dunkelgrünen Laubfrosches und erzielte dadurch, dass die von der Kapsel bedeckte Haut das einemal hellgrün, das anderemal hellweiß wurde.“ Wieviel Zeit bis zum Eintritt der Aufhellung verstrich, wird nicht gesagt.

Was nun die Fische anbelangt, so existieren meines Wissens über dieses Thema nur einige Bemerkungen von Knauthe[12]); er sagt (S. 109): „Auf Eis gelegte und mit Wasser beträufelte oder mit Schnee bestreute zählebige Fische, wie: *Cyprinus carpio* L., *Carassius vulgaris* Nils., *Tinca vulgaris* Cuv., *aurata* Bl., *Rhodeus amarus* Bl., *Gobio fluviatilis* Cuv, *Misgurnus fossilis* Gessn., ab und zu auch *Perca fluviatilis* L. erstarrten selbst bei relativ hoher Temperatur (—2° bis —4,5° C.) ziemlich schnell; ihre Chromatophoren expandierten sich ungemein . . .“ Ferner auf S. 111: „Alle Fische, welche hier die Forellenregion bevölkern . . . *Leucaspius delineatus* v. Sieb., *Leuciscus phoxinus* Flem., endlich *Nemachilus barbatulus* Günth. fallen, sobald die Temperatur des Wassers ein wenig unter 0° C., also etwa bis —0,5°, höchstens —0,6° C. herabsinkt, in Kältestarre, liegen mit hochgradig expandierten Chromatophoren am Grunde des Gefäßes . . . Die älteren erwachsenen Tiere legen hierbei das hochzeitliche Gewand an . . .“ Es ist klar, dass in diesen Fällen die Erstarrung der Fische die Hauptursache der Verdunklung ist; es muss ja durch sie der Einfluss des Zentralnervensystems auf die Chromatophoren aufgehoben werden, der von ihm ausgehende Tonus fällt weg und die Pigmentzellen gehen in extremen Expansionszustand über, wie sie es auch stets tun,

10) v. Frisch, Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol. 1911, Bd. 138, S. 341.

11) Beitrag zur Physiologie der Pigmentzellen nach Versuchen am Farbwechsel der Amphibien. Arch. f. Dermatol. u. Syphil., Jahrg. 24, 1892, S. 535.

12) Meine Erfahrungen über das Verhalten von Amphibien und Fischen gegenüber der Kälte. Zool. Anz., Bd. 14, 1891.

wenn der Einfluss des Zentralnervensystems operativ ausgeschaltet wird[13]); und das „hochzeitliche Gewand" ist eben auch nichts anderes als eine starke Expansion der Pigmentzellen.

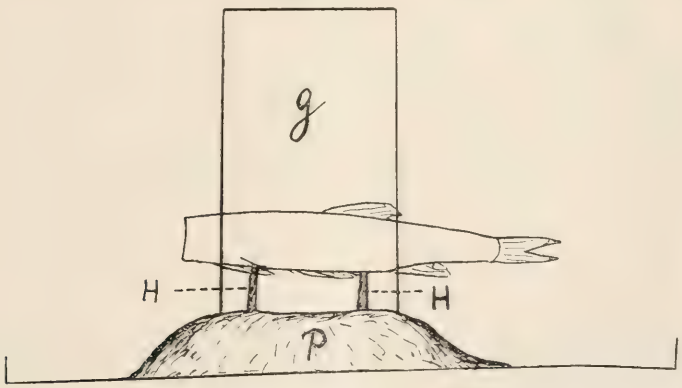
Ich wollte nun schon vor längerer Zeit im Zusammenhang mit anderen Versuchen über den Farbwechsel der Fische ein einfaches Experiment machen, um vor allem zu entscheiden, ob eine lokale Beeinflussung der Pigmentzellen durch Temperaturunterschiede bei den Fischen besteht. Aus Zeitmangel verzögerte sich die Sache, und so lasse ich jetzt diese Mitteilung der anderen Arbeit, welche inzwischen veröffentlicht wurde[14]), als kleinen Nachtrag folgen.

Als Versuchsobjekt diente ausschließlich die Pfrille (Ellritze, *Phoxinus laevis* L.); die Temperaturen wurden innerhalb der Grenzen gehalten, wo sie ohne Schädigung der lebenden Zellen angewandt werden konnten.

a) Versuche am toten Fisch.

Sind die Melanophoren durch Wärme direkt erregbar, so ist zu erwarten, dass dies am überlebenden Gewebe, also am frisch getöteten Tier nachzuweisen ist. Um einen Einfluss des Zentralnervensystems auszuschließen, schnitt ich den Fischen den Kopf ab

Fig. 1.

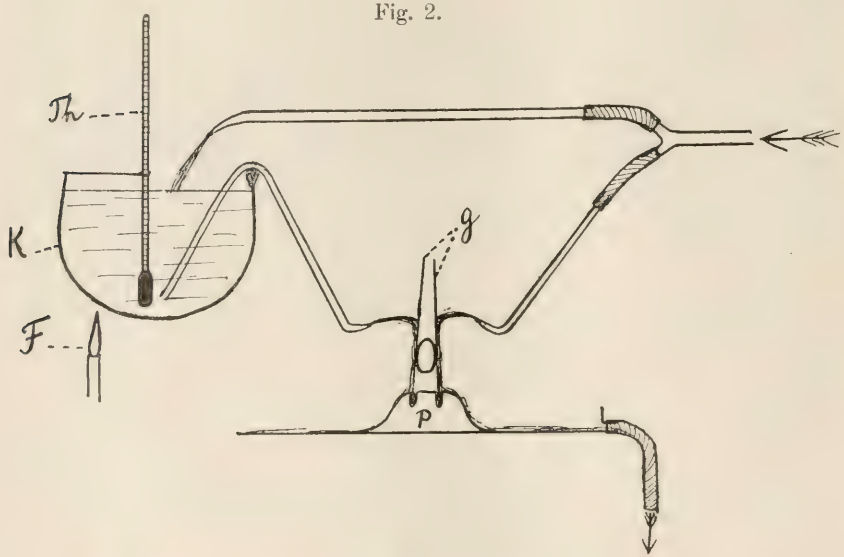


und zerstörte dann mit einer feinen Sonde das Rückenmark. Die unmittelbare Folge davon ist die maximale Expansion der Melanophoren und sie verharren in diesem Zustand bis zum Eintritt der Anämieaufhellung. Um den so vorbereiteten Fisch unter sonst völlig gleichen Bedingungen auf einer Seite erwärmen, auf der anderen Seite bei Zimmertemperatur halten zu können, traf ich folgende Anordnung (Fig. 1): Der Fischkörper wurde auf zwei spitze Hölzchen (*H*) gespießt, die aus einem Sockel aus Plastilin (*P*) heraus-

13) Vgl. Frisch, l. c., S. 322ff.
14) l. c.

ragten; dann wurden in den Plastilinsockel zwei Glasstreifen (*g*) gesteckt und zwar so, dass sie von beiden Seiten gleichmäßig dem Fischkörper anlagen. Nun wurde über die Außenseite des einen Glasstreifens Wasserleitungswasser von ca. 14° C., über die des anderen Glasstreifens erwärmtes Wasser von 30—35° C. geleitet. Fig. 2 zeigt diese Vorrichtung im Gang. In den Kessel (*K*) fließt soviel kaltes Wasser zu, als erwärmtes abfließt, und die Temperatur wird mit Hilfe der Flamme *F* und des Thermometers *Th* konstant erhalten. Durch Auffangen des vom Glasstreifen abfließenden Wassers konnte ich mich leicht überzeugen, dass dieses sich auf seinem Wege nicht nennenswert abkühlte, und dass also am Glase tatsächlich die gewünschte Temperatur herrschte.

Fig. 2.



Die Resultate waren nun in allen (8) Versuchen übereinstimmend; ich greife einen konkreten Fall heraus: Der Fisch wurde von einer Seite mit Wasser von 35°, von der anderen mit solchem von 15° behandelt; nach 5 Minuten ist die Färbung auf beiden Seiten noch völlig gleich; nach 10 Minuten scheint mir die Haut, soweit sie dem erwärmten Glase anliegt, eine Spur heller als unterm kalten Glas; nach 15 Minuten ist dieser Unterschied deutlich; nach 25 Minuten ist die Aufhellung auf der Warmseite eine starke und sie bleibt nun so, während die Kaltseite auch nach 40 Minuten noch tiefdunkel ist; nach 50 Minuten beginnt die Haut auch auf der Kaltseite, soweit sie dem Glase anliegt, sich aufzuhellen und dies wird immer deutlicher, bis sie $1^1/_2$ Stunden nach Beginn des Versuchs ebenso hell geworden ist wie auf der Warmseite.

In den übrigen Versuchen war das Ergebnis im wesentlichen dasselbe, die Aufhellung begann auf der Warmseite nach 7—25 Minuten und trat stets auch auf der Kaltseite ein, jedoch beträchtlich später.

Ist dies nun eine direkte Beeinflussung der Melanophoren durch die Temperatur? Gewiss nicht. Denn sonst dürfte die Aufhellung auf der Warmseite nicht so lange auf sich warten lassen und die Aufhellung auf der Kaltseite nicht so bald auf sie folgen. Sondern wir haben es hier mit der Wirkung des Sauerstoffmangels zu tun, der die Pigmentzellen zur Kontraktion bringt, mit der bekannten Anämieaufhellung, die sonst allerdings nicht so rasch erscheint, in unserem Versuch aber durch den Druck der anliegenden Glasplatten beschleunigt wird[15]); sie tritt in der Wärme wegen der lebhafteren Sauerstoffzehrung in den Geweben stets viel rascher ein als in der Kälte.

b) Versuche am lebenden Fisch.

Nach diesem negativen Resultat wandte ich die gleiche Methode an lebenden Pfrillen an. Diese wurden natürlich nicht aufgespießt, sondern einfach mit dem Bauche nach unten auf den Plastilinsockel gelegt, wo sie ganz ruhig liegen blieben, wenn sie durch einen in ihrem Munde befestigten Schlauch mit Atemwasser versorgt wurden. Dann steckte ich wieder zu beiden Seiten des Fisches die Glasstreifen so in das Plastilin, dass sie den Körperseiten des Tieres unter leichtem Druck anlagen. Hierauf wurde, in einer Reihe von Versuchen, über das eine Glas Wasser von Zimmertemperatur (14—16° C.), über das andere Wasser von 35° C. geleitet. Da zeigte sich nun ein überraschender Effekt, der, trotz oftmaliger Wiederholung, niemals ausblieb: Der Fisch wurde, meist schon nach wenigen Sekunden, auf der Warmseite deutlich dunkler als auf der Kaltseite — das gerade Gegenteil von dem, was nach den bisherigen Angaben zu erwarten war. Diese Färbungsdifferenz, welche so rasch zum Vorschein kommt, bleibt nun bestehen, wenn man den Versuch durch längere Zeit in Gang lässt (der am längten ausgedehnte dauerte 1 Stunde); es kam vor, dass der Fisch während dieser Zeit seine Farbe stark veränderte, bald dunkel, bald wieder hell wurde; der Unterschied zwischen den beiden Seiten blieb aber dabei stets erhalten.

Variiert man den Versuch in der Weise, dass man den Fisch wieder auf der einen Seite mit ca. 15grädigem Wasser behandelt, auf der anderen aber mit solchem, das auf 3—5° C. abgekühlt ist, so hellt sich nun das Tier auf der Kaltseite maximal auf, während es auf der anderen Seite seine mittlere Färbung behält; diese Aufhellung stellt sich gleichfalls nach kurzer Zeit ein und ließ sich

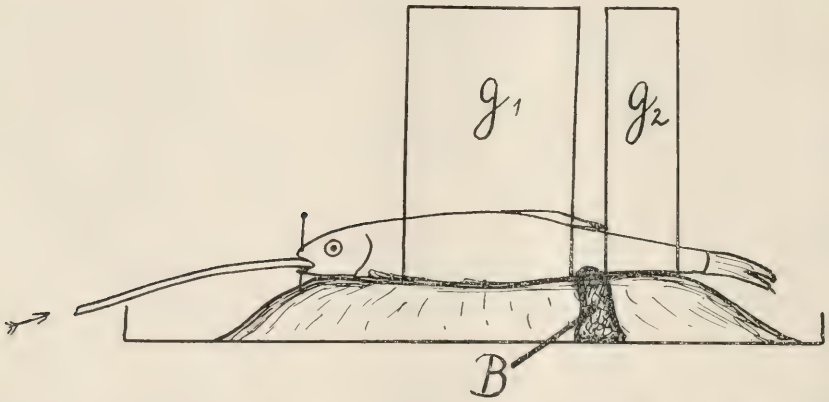
15) Vgl. Frisch, l. c., S. 342—345.

manchmal an dem Verschwinden der dunkeln Seitenflecken besonders schön verfolgen. Den prächtigsten Effekt kann man erzielen, wenn man den Fisch gleichzeitig auf einer Seite mit erwärmtem (35° C.), auf der anderen mit gekühltem (4° C.) Wasser traktiert.

Wir stehen nun vor der Frage, ob diese Temperaturwirkung als eine direkte Beeinflussung der Melanophoren oder als ein reflektorischer, durch sensible Hautnerven, welche der Temperaturempfindung dienen, vermittelter Vorgang aufzufassen ist. Da schien es mir zunächst wichtig, festzustellen, ob die Wirkung eine rein lokale ist.

Es wurde eine Pfrille in der schon beschriebenen Weise zwischen die beiden Glasstreifen (g_1, Fig. 3) gebracht, und zwar wurde ein so großes Tier ausgewählt, dass es hinten noch beträchtlich über die Glasstreifen hinausragte, und so konnte vor seinem Schwanzende noch ein zweites, schmaleres Paar von Glasstreifen (g_2) an seinen

Fig. 3.



Körper angelegt werden; zwischen den Glasstreifen wurde jederseits ein kleiner Zwischenraum gelassen und daselbst ein Bauschen Filtrierpapier (B) angebracht; das erwies sich als notwendig, wenn die Glasplatten g_2 auf gleicher Temperatur (Zimmertemperatur) erhalten werden sollten, während die Platten g_1 mit Wasser von 15° und 35° C. bestrahlt wurden.

Das Ergebnis war, dass unter den Platten g_1 wie gewöhnlich der Unterschied deutlich hervortrat, während unter den Platten g_2 die Färbung beiderseits völlig gleich blieb. Die Temperaturwirkung ist also nicht nur auf die Seite beschränkt, wo sie zur Anwendung kommt, sondern rein lokal. So sehr nun ein entgegengesetztes Resultat für die Reflexnatur des Vorganges beweisend gewesen wäre, so wenig lässt sich dieses Resultat als exakter Beweis dagegen verwerten. Denn es könnte ja die reflektorisch ausgelöste Verfärbung auf die Stelle beschränkt sein, von der die Erregung stammt.

Vielleicht kommt jemand auf den Gedanken, dass die Erklärung in einer ganz anderen Richtung zu suchen sei, dass nämlich die Temperatur die Blutzirkulation beeinflusse, etwa so, dass sich in der Wärme die Gefäße in der Haut erweitern, in der Kälte dagegen verengern und so die Pigmentzellen bei der Erwärmung reichlicher mit Sauerstoff versorgt werden und sich daher expandieren; dass der Einfluss ein lokaler ist, wäre mit dieser Vorstellung vereinbar; sie ist aber unzutreffend. Ich durchtrennte einigen Pfrillen mit einer Sichelnadel von der Bauchhöhle aus den Sympathicus und die großen Gefäße kranial vom 15. Wirbel; die Folge davon ist[16]), dass die kranial von der Wunde gelegene Körperpartie sich maximal dunkel färbt, weil sie dem Einfluss des Zentralnervensystems entzogen ist, während der Körper kaudal von der Wunde seine normale Färbung behält, aber von der Blutzirkulation abgeschnitten ist; das Blut stagnierte in der Schwanzflosse, wo sich die Zirkulation am lebenden Fische bei schwacher Vergrößerung unterm Mikroskop leicht kontrollieren lässt, vollständig, und es trat nach einigen Stunden am ganzen Hinterkörper Anämieaufhellung ein. Wenn ich nun so operierte Pfrillen gleich nach der Operation so wie in den früheren Versuchen einer einseitigen Erwärmung aussetzte, trat kaudal von der Wunde die Färbungsdifferenz ganz wie bei normalen Tieren ein, und sie muss daher von der Blutzirkulation unabhängig sein.

Man sollte denken, ein direkter Einfluss der Temperatur müsste sich, wenn er besteht, an Hautstellen, deren Pigmentzellen durch Zerstörung des Sympathicus ihrer Verbindung mit dem Zentralnervensystem beraubt sind, nachweisen lassen. Dass bei Pfrillen, die nach Durchtrennung des Sympathicus mit erwärmtem (35° C.) und normalem (15° C.) Wasser behandelt wurden, in dem paralysierten Körperteil kein Unterschied zwischen Warmseite und Kaltseite zu bemerken war, sondern dass beide Seiten maximal dunkel blieben, war eigentlich zu erwarten, denn die Erwärmung wirkt im Sinne der Expansion, welche aber schon infolge der Nervendurchtrennung eine maximale ist. Dagegen hätte man bei der Abkühlung einer paralysierten Stelle auf eine deutliche Aufhellung rechnen können; die Deutlichkeit ließ zu wünschen übrig, doch war immerhin bei dreien von sechs Pfrillen, denen ich im Hämalkanal den Sympathicus oder hinter der Rückenflosse die ganze Wirbelsäule, also Rückenmark und Sympathicus durchtrennt hatte und gleich nach der Operation mit erwärmtem oder normalem Wasser einerseits, mit gekühltem (3°—5° C) andererseits behandelte, eine Aufhellung auf der Kaltseite zu erkennen, und zwar in einem Falle deutlich in der ganzen paralysierten Partie, bei den zwei

16) Vgl. Frisch l. c. S. 331.

anderen nur stellenweise; der umgekehrte Erfolg — Aufhellung auf der Warmseite — trat nie ein. Bei vier anderen Pfrillen hatte ich den Sympathicus kranial vom 15. Wirbel durchtrennt, so dass sich der Kopfteil des Fischkörpers maximal verdunkelte. Auch hier stellte sich, als ich die Tiere bald nach der Operation einer einseitigen Abkühlung aussetzte, in zwei Fällen schwache Aufhellung der paralysierten Region auf der Kaltseite ein, während bei den zwei anderen ein Unterschied zwischen beiden Seiten nicht sicher zu erkennen war. Die Undeutlichkeit und Unsicherheit dieser Reaktionen gestatten nicht, aus ihnen mit Bestimmtheit zu schließen, dass die Erregung der Melanophoren durch die Kälte unabhängig vom zerebrospinalen Nervensystem vor sich gehe; noch weniger aber darf man daraus das Gegenteil folgern. Denn der plötzliche Fortfall des Tonus wirkt auf die Melanophoren so stark im Sinne einer Expansion, dass es nicht erstaunlich ist, wenn Reize von untergeordneter Bedeutung sich dem gegenüber wenig Geltung verschaffen können. Wir sehen ja, in ähnlicher Weise, bei Fischen, denen beide Augen exstirpiert wurden, dadurch, dass der aufhellende Einfluss der Gesichtswahrnehmungen wegfällt und die antagonistische (durchs Zwischenhirn vermittelte) Wirkung des Lichtes allein übrig bleibt [17]), eine so starke Verdunklung eintreten, dass in den ersten Tagen nach der Operation Mittel, die später eine starke Aufhellung des Fisches veranlassen (z. B. Versetzen in Dunkelheit), fast ohne Wirkung bleiben. Zwar handelt es sich hier um zentrale Vorgänge, doch war es naheliegend, zu versuchen, ob nicht auch die Temperaturreaktion deutlicher wird, wenn man nach der Operation erst einige Zeit verstreichen lässt.

Da stößt man aber auf eine neue, unerwartete Schwierigkeit. Etwa 6 Stunden nach der Nervendurchtrennung oder am darauffolgenden Tage hat die Erwärmung den entgegengesetzten Einfluss auf die Pigmentzellen, sie wirkt nun aufhellend. Wäre dies nur nach der Zerstörung des Sympathicus im Hämalkanal zu beobachten, so könnte man es auf Sauerstoffmangel zurückführen, da kaudal von der Wunde die Zirkulation, wenn nicht aufgehoben, so doch beeinträchtigt ist. Die Erscheinung würde ins Kapitel der Anämieaufhellung gehören. Jedoch trat auch nach Durchtrennung des Sympathicus v o r dem 15. Wirbel Aufhellung auf der Warmseite ein, wenn der paralysierte kraniale Körperteil (in dem die Blutzirkulation n i c h t unterbrochen war), längere Zeit (6 Stunden bis 2 Tage) nach der Operation mit Wasser von 35° C. und 15° oder 5° C. behandelt wurde. Es hatte in solchen Fällen Wärme und Kälte auf den Fischkörper vor und hinter der Operationsstelle entgegengesetzte Wirkung, indem vorne auf der Warmseite Aufhellung

17) Vgl. Frisch l. c. S. 369.

eintrat, die Kaltseite dunkel blieb, hinten die Warmseite sich verdunkelte, die Kaltseite sich aufhellte. Ich möchte noch bemerken, dass die eben geschilderte Aufhellung bei Erwärmung häufig undeutlich oder auf einzelne Stellen der paralysierten Region beschränkt war.

Ob sich für diese merkwürdigen Dinge eine Erklärung finden lässt, wollen wir später sehen und zunächst noch die Frage, ob der lokale Effekt von Wärme und Kälte am lebenden, normalen Tier auf eine direkte oder reflektorische Beeinflussung der Pigmentzellen zurückzuführen ist, von einer anderen Seite betrachten. Nehmen wir einmal an, der Vorgang sei ein Reflex; dann wäre es wahrscheinlich, dass er durchs Rückenmark verläuft; es würden z. B. in der Schwanzgegend des Fisches die Temperaturerregungen durch die sensiblen Wurzeln ins Rückenmark gelangen, in diesem müsste wohl die Erregung mindestens bis in die Brustregion nach vorne geleitet werden, um dort in der Gegend des 15. Wirbels mit den pigmentomotorischen Nervenfasern in den Sympathicus und mit diesem zu den Pigmentzellen der Schwanzregion zu gelangen. Auf diesem Wege geht aber die Sache nicht vor sich. Denn wenn man einer Pfrille hinter der Rückenflosse das Rückenmark durchtrennt — ein Eingriff, der auf die Pigmentzellen nicht die geringste Wirkung hat — und dann die beiden Seiten des Fisches einer Temperaturdifferenz aussetzt, bekommt man die Verdunkelung der Warmseite und die Aufhellung der Kaltseite kaudal von der Wunde ebenso deutlich wie vorne. Nun könnte man noch behaupten, eine Fortleitung der Erregung im Rückenmark brauche nicht zu bestehen, sondern der Reflex laufe durch Verbindungen ab, welche zwischen den sensibeln Fasern des Rückenmarks und den pigmentomotorischen Fasern des Sympathicus an jedem Wirbel bestünden. Obwohl wir für die Existenz solcher Verbindungen gar keinen Anhaltspunkt haben, versuchte ich doch auch diese Annahme zu widerlegen. Ich schnitt einer Pfrille den Körper vor der Schwanzflosse quer durch und zerstörte mit einer feinen Sonde von der Schnittfläche aus eine Strecke weit das Rückenmark. Dann wurde der Fisch wie gewöhnlich zwischen eine erwärmte und eine abgekühlte Glasplatte gebracht. Der Färbungsunterschied trat völlig normal ein, auch in der hinteren Region, deren Rückenmark zerstört war. Durch die Sektion des Fisches überzeugte ich mich natürlich, dass die Rückenmarkszerstörung gut gelungen war.

Der besprochene Einfluss der Temperatur auf die Pigmentzellen des lebenden Fisches macht sich also nicht auf dem Wege eines Reflexes geltend, der durchs Rückenmark geht. Damit ist aber nicht bewiesen, dass der Vorgang kein Reflex ist. Denn es sind auch Reflexe bekannt geworden, die durch den Sympathicus ablaufen und die nach Zerstörung des Rückenmarks erhalten

bleiben[18]). Und wenn es sich auch bei den Säugetieren, wo diese Verhältnisse genauer untersucht sind, herausgestellt hat, dass es sich hier um keine echten Reflexe handelt, könnten doch bei den niederen Wirbeltieren auch solche bestehen.

Und so muss es unentschieden bleiben, ob die Reaktion ihre Ursache in einer direkten Beeinflussung der Melanophoren oder in einem durch den Sympathicus vermittelten Reflex hat. Nimmt man das erstere an, so weiss ich für die Tatsache, dass eine Hautstelle, deren Pigmentzellen durch die Zerschneidung des Sympathicus paralysiert sind, mehrere Stunden nach der Operation umgekehrt reagiert, indem sie nun bei Erwärmung eine Tendenz zur Aufhellung zeigt, keine Erklärung; es müsste denn sein, dass auch dann, wenn man die Sympathicusdurchtrennung vor dem 15. Wirbel vornimmt (vgl. S. 244) im kranialen, paralysierten Körperteil die Zirkulation so weit gestört wird, dass jene Aufhellung eine Anämieaufhellung sein könnte (begünstigt durch Wärme und Druck); das halte ich nicht für ausgeschlossen. Fasst man aber den Vorgang als Reflex auf, so könnte man die pigmentballende Wirkung der Wärme für eine direkte Beeinflussung der Melanophoren erklären, die erst längere Zeit nach der Sympathicusdurchtrennung hervortritt, wenn die Funktionsfähigkeit des abgetrennten Sympathicusteiles abnimmt; dass unmittelbar nach der Sympathicusdurchtrennung noch eine schwache Reaktion im gleichen Sinne, wie an nicht paralysierten Hautstellen, besteht, beweist natürlich nichts gegen die Reflexnatur dieser Reaktion, sobald man den Reflex in den Sympathicus selbst verlegt.

Es scheint schließlich noch von Interesse, zu prüfen, ob die geschilderte Wirkung verschiedener Temperaturen unter gewöhnlichen Umständen für die Färbung des Fisches von Bedeutung ist. Plötzliches Übertragen der Pfrillen in Wasser von anderer Temperatur hat in der Mehrzahl der Fälle eine deutliche Verfärbung zur Folge, indem die Tiere beim Versetzen aus Wasser von 15° C. in solches von 25° C. dunkler, beim Versetzen in kaltes Wasser heller werden; häufig ist jedoch der Effekt undeutlich oder sogar umgekehrt, z. B. trat bei manchen Pfrillen, die aus normalem Wasser in solches von 4° C. gebracht wurden, deutliche Verdunkelung ein; einen solchen Fisch, der bereits wiederholt auf Kälte durch starke Verdunkelung reagiert hatte, brachte ich zwischen die Glasstreifen und behandelte ihn gleichzeitig mit Wärme und Kälte; da stellte sich, wie bei anderen Fischen, die Aufhellung auf der Kaltseite, Verdunkelung auf der Warmseite prompt ein. Man sieht daraus,

18) Vgl. Langley, Das sympathische und verwandte nervöse System der Wirbeltiere (autonomes nervöses System). Asher u. Spiro, Ergebn. d. Physiol. 2. Jahrg. 2. Abt. S. 818—872, 1903. — Tigerstedt, Lehrbuch d. Physiol. der Menschen, Leipzig 1908, 2. Bd., S. 326.

wie unzuverlässig die Resultate sind, sobald das Zentralnervensystem mit im Spiele ist. Bei dem Fisch, der zwischen den Glasstreifen liegt, ist jenes zwar nicht ausgeschaltet; aber der von ihm ausgehende Tonus ist beiderseits gleich, und so muss sich, bei derart lokaler Anwendung, die Wirkung der Temperatur zur Tonuswirkung auf einer Seite addieren, auf der anderen von ihr sich subtrahieren; darum kommt die Wirkung hier klar zum Vorschein.

Das Übertragen der Pfrillen in erwärmtes oder abgekühltes Wasser hatte also, wenn auch nicht immer den gleichen, doch meist einen deutlichen Effekt. Derartige plötzliche Temperaturschwankungen kommen aber in der Natur nicht vor und ein allmähliches Überführen in eine andere Temperatur hatte, an mehreren Tieren wiederholt, nie einen erheblichen Färbungsunterschied zur Folge. Der Fisch bleibt dann der Färbung des Untergrundes angepasst. Es sei ein solcher Versuch kurz beschrieben: Aus einer Anzahl gleich gefärbter Pfrillen wurden zwei Tiere ausgewählt, die bei mehrmaligem Wechsel des Untergrundes (grau, schwarz, weiß) sowie bei psychischen Erregungen identischen Farbwechsel zeigten. Diese wurden in zwei auf gleichem Untergrunde nebeneinanderstehende Glaswannen mit Wasser von $14^1/_2{}^0$ C. gesetzt und nun durch tropfenweisen Zufluss von warmem und kaltem Wasser binnen $3^1/_2$ Stunden ein allmähliches Ansteigen resp. Absinken der Temperatur auf 25^0 und $11^1/_2{}^0$ C. erreicht; eine kräftige Durchlüftung sorgte für die Durchmischung des Wassers. Durch weitere $2^1/_2$ Stunden wurde die Temperaturdifferenz auf dem erreichten Stande erhalten. Die beiden Fische blieben, von kleinen Schwankungen abgesehen, einander gleich gefärbt.

So wird auch im normalen Leben des Fisches die Temperatur für seine Färbung ziemlich belanglos sein. Die Gesichtswahrnehmungen führen die Herrschaft, der sich alle anderen Faktoren unterordnen müssen.

Kurz zusammengefasst ist das Hauptergebnis dieser Untersuchung, dass bei lokaler Anwendung auf die Haut der lebenden Pfrille Wärme im Sinne der Expansion, Kälte im Sinne der Kontraktion auf die schwarzen Pigmentzellen wirkt; dieser Effekt ist auf den Ort des Temperaturreizes beschränkt, ist unabhängig von der Blutzirkulation und ist kein durchs Rückenmark vermittelter Reflex; ob es sich um eine direkte Wirkung auf die Pigmentzellen oder um einen durch den Sympathicus vermittelten Reflex handelt, ist nicht entschieden.

Und so hätten wir leider in diesem, bisher von Widersprüchen freien Kapitel der Pigmentphysiologie solche geschaffen. Ob die Angaben der Autoren über den Einfluss der Temperatur auf die Melanophoren der Amphibien und Reptilien in der Weise zu erklären sind, wie ich es in der Einleitung angedeutet habe, oder

ob diese tatsächlich bei lokaler Anwendung der Temperaturreize entgegengesetzt reagieren wie die Pigmentzellen bei Fischen, ist zurzeit eine offene Frage.

Kultur und Gehirn.

Von J. H. F. Kohlbrugge.

Wenn man irgendeine naturwissenschaftliche Frage zu beantworten sucht, dann kann man sich dabei entweder auf einen rein eklektischen Standpunkt stellen oder auf einen deszendenz-theoretischen. Meist tut man letzteres und sagt dann z. B. in bezug auf das hier zu behandelnde Thema:

„Ist das Evolutionsgesetz richtig, dann muss auch mit der höheren Intelligenz das Hirngewicht, die Kompliziertheit der Hirnfurchung und die Größe des Stirnhirns zunehmen“ [1]).

Findet man nun in der Literatur dem widersprechende Resultate, dann muss der Theoretiker entweder annehmen, dass diese gefälscht sind, oder dass nicht richtig beobachtet wurde. Jedenfalls wurden aus dem Material voreilige Schlüsse gezogen. Hingegen wird man auch ganz oberflächliche Beobachtungen, wenn sie der Theorie entsprechen, mit einem „das stimmt natürlich“ begrüßen. Untersuchen wir nun zunächst, ob das Evolutionsgesetz fordert, dass die obengenannten Resultate erreicht werden.

Meiner Auffassung nach kann das Evolutionsgesetz nur fordern, dass nachgewiesen werde, dass zu irgendeiner Zeit Menschen, Urmenschen existiert haben, deren Psyche einfacher, weniger ausgebildet war als die der heute lebenden Menschen. Gleiches gilt natürlich für den Körper. Ob dieses „weniger ausgebildete“ nun in der Richtung der Affen gedacht werden muss, darüber streiten die dieses Gebiet bearbeitenden Forscher. Schwalbe ist der Hauptverteidiger der Affenrichtung, während Klaatsch, Hubrecht, Kolmann sie ablehnen. Das habe ich an anderem Orte [2]) ausführlich auseinandergesetzt. Dass trotzdem alle genannten Forscher Evolutionisten sind, wird niemand einfallen zu bezweifeln. Es fehlt uns also ein gesetzlich festgestellter Maßstab.

So viel steht aber fest, dass der Mensch weder das absolut schwerste Gehirn hat (Elefant, Walfisch), noch das windungsreichste. Es liegt also kein Grund vor zu fordern, dass weniger entwickelte Menschen ein leichteres Gehirn oder eine weniger komplizierte Hirnfurchung besessen haben oder besitzen als die höher entwickelten. Auch relativ (also im Verhältnis zum ganzen Körper) hat, wie längst bekannt ist, der Mensch nicht das schwerste Gehirn [3]). Also

1) Näcke, Biologisches Centralblatt 1910, S. 777.

2) Die morphologische Abstammung des Menschen. Stuttgart 1908.

3) Unter den Primaten besitzen dies einige südamerikanische Affen nach den Wägungen von Geoffroy St. Hilaire, Weber, Spitzka.

braucht auch der weniger entwickelte Mensch kein relativ leichteres Gehirn besessen zu haben oder zu besitzen.

Auch für das Frontalhirn brauchen wir nicht zu fordern, dass dieses relativ (im Verhältnis zur gesamten Gehirnmasse) mit der Entwickelung größer werde, denn S. Sergi[4]) hat nachgewiesen: „Lo sviluppo relativo del lobo frontale rispetto al lobo parieto-occipitale nell' Hylobate Syndactylus è maggiore che negli altri primati e nell' uomo adulto." Die höhere Intelligenz ist also nicht unbedingt an die drei genannten Faktoren gebunden. Es ist eine bekannte Tatsache, dass die Bänder des Tropenbewohners weit elastischer sind als die unsrigen. Niemand denkt dabei an ein Plus an elastischen Fasern, sondern nur an eine vollkommenere Elastizität jeder einzelnen Faser.

So können wir also auch nur fordern: Die höhere Intelligenz muss an irgendwelche physische Faktoren im Gehirn gebunden sein, welche sich mit zunehmender Intelligenz ändern. Welche Faktoren dies sind, wissen wir leider noch nicht. Darum können wir nun, ohne unserem deszendenz-theoretischen Denken irgendwie Gewalt anzutun, ganz vorurteilsfrei untersuchen, ob die Menschenrassen sich unterscheiden durch Gehirngewicht, Kompliziertheit der Hirnwindungen und Größe des Stirnhirns.

Der letztgenannte Punkt ist am schnellsten beantwortet, da darüber nur eine ausführliche neuere Arbeit vorliegt, die von S. Sergi[5]). Sein Resultat ist: „I dati numerici della tabella III ci permettono una considerazione generale e cioé che non si puó ormai definire il cervello di popolazioni primitive e distingerlo da quello di popolazioni civili per aumento di estensione del lobo frontale, cioé che il valore maggiore di un indice fronto-rolandico non è correlativo nelle razze umane del grado di sviluppo intellectuale e sociale da queste raggiunto." Dieses negative Resultat wurde erreicht nach genauen Messungen an 214 Rassengehirnen[6]).

Wie steht es nun mit dem Gehirngewicht? Dieses ist leider schon bei Affen so variabel, dass bei derselben Spezies Unterschiede von 70 % vorkommen, gleiches wissen wir vom Menschen, wo es zwischen 8—900 und 2100 schwankt (Thüringer, Breslauer) bei gesunden Menschen. Also mehr als 100 %. Wo die Unterschiede so groß sind, bleibt das Mittel ein gekünstelter Faktor, dem man eigentlich nur wenig Wert beimessen kann.

---

4) Monitore zoologico italiano. Anno XV. n. 8. Firenze 1904.

5) Atti della società romana di antropologia, Vol. XV fasc. III. Roma 1910.

6) Der Streit, ob das Gehirn der Frau relativ leichter sei als das des Mannes (Huschke, Rüdinger, Chiarugi contra Mingazzini, Eberstaller, Cunnigham), ist jetzt durch L. Lapicque's Methode im Sinne der Gleichheit entschieden. Bulletins et mémoires de la société d'anthropologie de Paris. Séances 2 Mai et 6 Juin 1907. Paris 1908.

So finden wir für Europäer als Mittel 1360 g angegeben[7]). Es finden sich aber schwer- und leichthirnige europäische Völker. Schwere Gehirne haben z. B.:

Hannoveraner, Badenser, Hessen, Schotten, Engländer, Russen, Schweden, Böhmen	1400—1441 g

Leichthirnig wären:

Franzosen, Österreicher, Schweizer, Sachsen[8])	1265—1358 g

Es gibt allerdings auch andere Mittel, die eine andere Gruppierung erlauben würden, und es stellte sich heraus, dass auch innerhalb Russland für die verschieden europäischen Stämme verschiedene Mittel gelten. Will man nun z. B. feststellen, ob Idioten oder Wahnsinnige ein leichteres Gehirn haben als Gesunde, dann muss man sie nach den Völkerstämmen (auch innerhalb Deutschlands) trennen und mit den geistig Gesunden der gleichen Stämme vergleichen. Tut man dies nicht, und so weit ich weiß, tat dies bisher niemand, dann darf man sich kein Urteil erlauben.

So weit ich weiß, hat noch niemand behauptet, dass die Unterschiede in Europa mit Unterschieden in der Intelligenz korrespondieren. So lange für dort (siehe Vierordt) aber strichweise noch Mittel gelten wie 1265, 1287, 1296, hat man auch keinen Grund für außereuropäische Völker, welche solche Mittel zeigen, anzunehmen, dass ihre Intelligenz darum kleiner sein müsse als die des Europäers.

Für den Neger müssen wir auch wohl leicht- und schwerhirnige annehmen, denn Hunter fand als Durchschnitt 1331 g, Topinard 1234, Waldeyer 1148[9]). Aber auch die schweren Gehirne amerikanischer Neger (Hunter) erheben sich zwar über manches europäische Mittel, bleiben aber unter dem der weißen Amerikaner, die sehr große Gehirne zu haben scheinen. Erhob sich doch noch unlängst ein Jauchzen in der amerikanischen Presse, als Spitzka[10])

7) Vierordt, Bischoff, Davis, Rauber, Topinard, Mendel, Buschan, Ziehen.

8) Zum Teil nach Vierordt, weiter nach Sernoff, Birulja Bjalynitzki, Retzius, Marchand, Matiegka. Das Mittel für Russen beruht auf 336 Wägungen, Schweden 450, Böhmen 376.

9) Mittel aus resp. 161, 28, 14 Wägungen.

10) A study of the brains of six eminent scientists etc. Transactions of the american philosophical society N. S. vol. XXI. Part. III. 1907.

berechnet hatte, dass die amerikanischen Gelehrten alle europäischen in dieser Beziehung übertreffen.

In Russland liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt, dort haben die alle überherrschenden Großrussen ein leichteres Gehirn als die beherrschten russischen Völker.

Den schönen Traum, dass die europäischen Völker andere an Hirnschwere übertreffen, hat übrigens bereits Taguchi zerstört, der nachwies, dass die Japaner mit 1367 g (Mittel aus 374) etwas über dem europäischen Durchschnitt stehen. Für Chinesen war dies durch Topinard und Buschan[11]) schon längst zugegeben. Man hat das dann dadurch zu erklären versucht, dass der einzelne Chinese auf einer höheren Stufe der Durchschnittsbildung stehe als der Deutsche. Nun, auf solche Gedanken kann man wohl nur kommen, wenn man der Theorie zur Liebe die Tatsachen vergewaltigen will. Wer die Chinesen kennt, der weiß, dass nur ein ganz geringer Bruchteil Schulbildung genießt, und dass die Masse nur in zwei Dingen geistig hochsteht: im Handeltreiben und Nachahmen. Es gibt natürlich auch geistig hochstehende! Aber die mir wohl bekannte ärmere Bevölkerung, die wohl allein die Schädel lieferte, die bisher untersucht wurden, steht tief unter dem Kulturniveau des Europäers. Dass sie eine alte Kultur haben, ist richtig, aber deren Begründer sind längst verschwunden und alles ist in geistige Starrheit gehüllt, aus der sie erst seit den letzten 10 Jahren sich wieder loslösen.

Auch beim Eskimo ist das Hirngewicht etwas höher als beim europäischen Durchschnitt (Spitzka), vielleicht deutet dies auf Verwandtschaft bei den drei Völkern[12]), von denen letztgenanntes uns nicht hochzustehen scheint. Aber in der Beziehung soll man mit seinem Urteil recht zurückhalten. Vor 30 Jahren hatte man nichts dagegen, um den Japaner unter den Europäer zu stellen, heute hat man das verlernt, und andere Völker könnten neue Überraschungen bringen.

Nach dem Schädelinhalt berechnet haben auch die auf niedriger Stufe stehenden Feuerländer ein größeres Gehirn als der Europäer (Deniker), und gleiches gilt für den Kanarier (Jacobi)[13]). Will man lieber nicht den Schädelinnenraum als Maßstab benutzen, sondern das Verhältnis von Gehirn zu Gesichtsschädel, dann stellen sich Chinesen, Peruaner und alte Ägypter durch ihr relativ kleines Gesicht über den Europäer (Jacobi). Allerdings bleibt stehen, dass die Australier nicht nur den kleinsten Schädelinnenraum haben, sondern auch das größte Gesicht, in dieser Beziehung stehen

11) Auch durch Ranke, Jacobi. Sogar für Kulis fand Clapham ein Mittel von 1430 g.

12) Japanern, Chinesen, Eskimos.

13) Inaug.-Dissert. Leipzig 1901.

ihnen die Buschmänner nahe (Buschan). Erstere werden denn auch von vielen als die niedrigst stehenden Menschen betrachtet. Erlaubt scheint mir dieser Schluss nur, wenn man 1. dargelegt hat, dass die auch für manche europäischen Gruppen gefundenen niedrigen Mittel unrichtig sind. Sind sie richtig, dann braucht der Australier sich nicht zu schämen. 2. erweist, dass dieses physische Kennzeichen wirklich mit psychischer Minderwertigkeit korrespondiert. Dazu gibt es nur einen Weg (Branca), „Erziehung australischer Kinder in europäischer Umgebung". Man würde dann endlich wissen, ob es heute noch psychisch minderwertige Rassen gibt oder nicht. Wer aber meine Schlüsse aus dem Studium malaiischer Gehirne zurückweist (Näcke), weil diese „bekanntlich ein hochentwickeltes altes Kulturvolk sind", der sollte zugeben, dass Hirngewicht und Kultur nichts miteinander zu machen haben, denn diese Malaien gehören (1280 g) zu den „leichthirnigsten Völkern".

Noch aus einem anderen Grunde sollte man das geringere Gehirngewicht einiger Naturvölker nicht dazu benutzen, um sie in evolutionistischem Sinne auf tiefere Stufe zu stellen. Es hat sich nämlich herausgestellt, dass die Pariser Bevölkerung (Broca, Topinard) in sechs Jahrhunderten 35,55 ccm an Schädelinnenraum gewonnen hat. Dieses Resultat wurde durch Buschan's Zusammenstellungen bestätigt. Wenn aber eine solche Zunahme schon in 600 Jahren möglich ist, dann können wir sie nicht der so langsam fortschreitenden Evolution zuschreiben, sondern müssen an Erziehung und Überanstrengung denken. Dann stehen aber auch viele der uns kleinhirnig erscheinenden Völker der Tropen dem Europäer vor 600 Jahren nahe. Diese wären dann ebensowenig primitive Völker als unsere Vorfahren. Weiter unten werde ich zeigen, dass man annehmen darf, dass Erziehung und Unterricht eine Hypertrophie des Gehirns hervorruft, die also nicht zur normalen Evolution gehört. Will man die Naturvölker richtig beurteilen, dann sollte man sie somatisch vergleichen mit unseren Vorfahren, als auch diese noch Analphabeten waren. Ob sich auch dann noch große Unterschiede ergeben würden, hätten wir abzuwarten.

Ich habe in Obigem immer nur auf das absolute Gehirngewicht Bezug genommen, wie bisher allgemein geschah. Richtiger ist natürlich dessen Verhältnis zur Körperlänge oder zum Körpergewicht zu berechnen. Für Europäer liegen heute genug Angaben in diesem Sinne vor[14]), für die anderen Rassen (außer Japanern) fehlen aber noch die Angaben. Einige Berechnungen brachte ich für Javanen. Einstweilen müssen wir uns für die Vergleichung der Rassen also leider noch an das absolute Gehirngewicht halten.

14) Z. B. bei Lapicque l. c.

Die dritte Frage, welche wir beantworten wollten, war diese, ob die Menschenrassen sich unterscheiden durch Kompliziertheit der Hirnwindungen. Ich war zu dem Resultat gelangt, dass dies nicht der Fall sei. Darauf wurde geantwortet (Näcke): „Andere Untersucher, deren untersuchte Gehirne zusammen viel mehr an Zahl sind als bei jenem, sind zum großen Teil zu entgegengesetzten Resultaten gelangt.“ Suchen wir nun nach diesen anderen Untersuchern, wobei wir Näcke's Worte zu beachten haben: „Nur eine große Menge gut untersuchter Gehirne kann gewisse Schlüsse rechtfertigen.“ Wie groß die Menge sein muss, wurde noch durch niemand festgestellt, jedenfalls können zwei oder drei Gehirne keine große Menge sein. Ich kam zu dem Schluss, dass eine absolut sichere Antwort etwa 100 Hemisphären erfordert.

Einer der Verteidiger der Auffassung, dass niedere Rassen ein einfacheres oder anders gezeichnetes Gehirn haben als höhere, ist Manouvrier. Dieser untersuchte je ein Gehirn von zwei verschiedenen polynesischen Stämmen und ein Negergehirn. Sein Urteil ist also wertlos.

Benedikt beschrieb 3 Gehirne der Chinesen und eines von einem Indianer, auch eins von einem Neger. Das Material berechtigte ihn also nicht, um Schlüsse daraus zu ziehen.

Spitzka verglich 3 Eskimogehirne mit einem aus Japan und einem Papuahirn [15]). Sein positives Resultat legen wir also zur Seite.

Stand anderen nun größeres Material zur Verfügung? Ich habe die ganze Literatur zusammengestellt und finde:

Für Chinesengehirne: Breton 1, Parker 1, Dercum 3, Hatch 1, Lloyd 2, Bond 1, Schuster 3. Jeder Autor für sich durfte sich also kein Urteil erlauben. Wenn jemand ihre Resultate zusammenstellte, dann würde er wie ich finden, dass sich aus dem Wirrwarr nur unklare negative Resultate erzielen lassen. Nur Harper verglich 7 Gehirne, aber zieht überhaupt keine Schlüsse aus diesem Material.

Für Japaner liegen noch keine Beschreibungen vor.

Malaien: Zuckerkandl beschrieb 1, Fallot 1, Sergi 1. Ihr Urteil interessiert uns also nicht.

Ich untersuchte **59** und kam zu negativem Resultat. Darauf wurde durch Näcke eingewendet: „Nun sind aber bekanntlich die Malaien ein hochentwickeltes altes Kulturvolk und mit niedrig stehenden Naturvölkern nicht ohne weiteres vergleichbar.“ Dieses „bekanntlich“ erregt mein Erstaunen, ich hatte bisher nichts davon gehört, obgleich ich 12 Jahre in ihrer Mitte wohnte. Die Malaien sind durchaus kein altes Kulturvolk, sie stehen nicht über den Polynesiern, ihren nächsten Verwandten. Allerdings findet

15) Er beschrieb aber nur die Eskimogehirne.

man auf Java, noch dazu eine der kleineren Inseln dieses Archipels, Zeugen alter Kultur in großartigen Ruinen. Deren Herkunft ist uns aber ganz genau bekannt. Die Hindus aus Vorderindien haben viele Jahrhunderte über Java geherrscht und nun unter Zuziehung javanischer Arbeiter dort große Tempel gebaut. Diese wie die alte Heldensage enthalten nichts Urmalaiisches, sondern sind einfach durch Hindus importiert. So kann man in anderen Gegenden alte Bauten der Phönizier, Carthager, Griechen, Römer finden, die uns keineswegs berechtigen anzunehmen, dass die ursprünglichen Einwohner ein altes Kulturvolk sind oder waren.

Papuagehirne kennen wir nur eins (Bolk).

Polynesiergehirne wurden oben bereits erwähnt, die zwei von Manouvrier.

Australier. Bisher erschienen nur Beschreibungen von neun Gehirnen. Vier von diesen beschrieb Duckworth[16]), eins Karplus. Diese fünf beschrieb ich dann nochmals und verwarf den Gedanken, dass sie Zeichen niederer Entwickelung tragen, oder dass ihre Variationen uns berechtigen, Rassenunterschiede anzunehmen. Vier andere beschrieb Flashman ganz kurz, ohne ein Urteil abzugeben[17]).

Indianer. Fallot, Benedikt, Dana beschrieben je ein Gehirn, zwei andere beschäftigten Jakob und ten Kate gleichzeitig. Ein Urteil durften sie sich also nicht erlauben.

Feuerländer. Die letztgenannten Autoren beschrieben auch zwei von diesen, Seitz zwei andere. Wir gehen daran vorüber.

Neger[18]) oder Bewohner Afrikas. Benedikt, Manouvrier, Tiedemann, Wyman, Marshall, Koch, Lejard-Regnault, Arkin, Calori beschrieben je ein Gehirn[19]), Legge deren zwei[20]). Ihre Auffassungen interessieren uns also nicht. Nur Sergi studierte und zwar in ausführlichster Weise 14 Herero,

16) Es sind dieselben, welche Rolleston und Macalister früher vorlagen.

17) Von Flashman (Reports pathol. laboratory lunacy department N. S. Wales. Sydney 1903) erschien noch eine andere kleine Arbeit über „The parieto-occipital fissure", worin Zustände beschrieben werden, die beweisen sollen, dass der Australier primitivere Bildung zeigt. Beide im Gegensatz gebrachten Konfigurationen finden sich bei Holländern und den anderen von mir untersuchten Rassen. Bei Holländern kommt Flashman's europäischer Typus seltener vor als sein niederer australischer. Näcke entnehme ich, dass Flashman in einer anderen Arbeit konstatierte, dass der bei Europäern so seltene Sulcus lunatus bei 40 % der Australier vorkomme. Nun, zufälligerweise fand ich ihn auch bei 40 % der Australier, aber auch bei 40 % der Malaien Sumatras, bei 36 % der Bugis, 22 % Javanen, 20 % Niederländer, und bei Schweden soll er nach Retzius recht häufig sein. Dem Material nach ist nur Retzius' Angabe Vertrauen erregend.

18) Parker und Waldeyer gaben allgemeine Betrachtungen, also lassen wir diese zur Seite. Die Resultate sind die entgegengesetzten. Cunnigham hatte mehrere Gehirne zu seiner Verfügung, machte aber nur Angaben über einige Punkte.

19) Fellah, Hottentot, Buschmann, Ashantee.

20) Berber, Negerin a. d. Sudan.

2 Ovambo, 2 Sudan, 1 Tabora Unyanyembe, 1 Hottentot und gelangte zu demselben negativen Resultat wie ich. Von den 31 bekannten Gehirnen waren also 20 von Sergi, die Resultate der anderen 11 hat noch niemand zusammengefasst. Außerdem waren lange nicht alle 10 Forscher, die diese 11 Gehirne beschrieben, Vertreter der positiven Richtung.

Eskimos. Außer den drei von Spitzka kennen wir noch vier andere, die Chudzinski und Hrdlicka gehören. Es ist überflüssig, dabei stillzustehen.

Es wurden also bisher erst 58 Gehirne außereuropäischer Völker beschrieben durch ungefähr 32 Autoren, deren Urteil also wertlos ist. Das Material wurde auch niemals unter einen Gesichtspunkt gebracht.

Sergi und ich beschrieben 85 Gehirne dieser Völker und gelangten zu dem Resultat, dass sich keine Unterschiede nachweisen lassen, außer vielleicht geringen Unterschieden in der Frequenz der Variationen. Solche für ein Volk charakteristische Frequenzzahlen nachzuweisen gelang uns aber nicht. Für Europa liegen nur wenige die ganze Gehirnoberfläche behandelnde Untersuchungen vor. Eigentlich können hier nur die Arbeiten von Retzius und Weinberg und die meinige genannt werden. Retzius brachte die Befunde an 100 Gehirnen in Tabelle, Weinberg beschrieb 25 Letten, 9 Esten, 1 Littauer, 50 Polen und ich 10 Holländer[21]). Retzius zog keine Schlüsse, seine Tabellen wurden aber von Weinberg und mir eifrig benutzt. Weinberg war anfangs geneigt positive Resultate anzunehmen, als er später aber sein ganzes Material zusammenfasste[22]), schrieb er: „Was die übereinstimmenden Züge in dem Oberflächenbau des Gehirns betrifft, so sind dieselben nicht selten von so eklatanter Art, dass man versucht sein könnte auf Grundlage der Beobachtungen der Hirnform, zwei einander so fremd gegenüberstehende Volksstämme wie Letten und Polen geradezu als rassenverwandt, ja unmittelbar als Brüder zu erklären.“ Auch bei der statistischen Methode fand Weinberg, dass die Häufigkeit mancher Formen bei ganz verschiedenen Völkern nicht einmal $^1/_2\,\%$ differiert. Auch ich kam zu dem Resultat, dass alle Variationen bei allen Völkern vorkommen, und dass für diejenigen, für welche ein größeres, zur statistischen Methode geeignetes Material vorliegt (Letten-Javanen), sich ergibt, dass diese fast die gleichen Frequenzzahlen zeigen. Nehmen wir nun Sergi's Untersuchungen noch hinzu, dann zeigt sich, dass die Kompliziert-

21) Weinberg beschrieb noch Gehirne von 3 Juden, 1 Perser, Retzius von 1 Lappen. Die Untersuchungen von Giacomini (Italiener), Sernoff (Russen), Cunnigham (Irländer), Eberstaller (Österreicher) sind nur für einzelne von ihnen beachtete Punkte zu verwerten.

22) Weinberg, Comptes rendus du XII congrès international de médecine. Moscou 7—14 août 1897.

heit der Windungen nicht durch die Kultur zunimmt. Es ist also höchst unwahrscheinlich, dass weitere statistische Erhebungen an größerem Material, als wir benutzen, bedeutende Unterschiede in den Frequenzzahlen zeigen werden. Nun habe ich zwar gar nichts dagegen, wenn man erklären will, dass mein Material, wie auch Sergi's und Weinberg's, noch ein viel zu kleines ist, finde es dann aber unlogisch, wenn man dem weit kleineren einiger anderer Forscher mehr Wert beimisst als dem unsrigen.

Außer den Windungen kennen wir nun an der Oberfläche des Gehirns auch die Gehirnlappen, welche aus Windungen zusammengesetzt sind, und weiter die motorischen, sensorischen und Assoziationszentren. In bezug auf den Stirnlappen, für welchen z. B. Strümpell[23]) annimmt, „dass in der Tat eine engere Beziehung zu den höheren geistigen Vorgängen sehr wahrscheinlich ist", habe ich oben bereits mitgeteilt, dass Sergi diesen bei Kulturvölkern durchaus nicht größer fand als bei den Naturvölkern. Andere beschreiben (Crochley-Clapman[24]) nach vielen Beobachtungen den Occipitallappen als Ort der Intelligenz. Während Gratiolet[25]) behauptete, dass, je höher organisiert in der Reihe der Primaten ein Glied dieser Kette ist, um so kleiner relativ auch der Hinterhauptlappen ausfällt. Dass es aber auch Primaten gibt, die den Menschen erreichen oder übertreffen in der Bedeckung des Kleinhirns durch das Großhirn, ist seither bekannt geworden. Nach meinen Untersuchungen weicht der Mensch gerade in der Konfiguration des Occipitallappens am meisten von den anderen Primaten ab. (Schluss folgt.)

23) Strümpell, 16. Aufl. II, S. 607, 1907.
24) Journal of ment. science Bd. XLIV, 1898.
25) Zitat bei Eberstaller. Wiener med. Blätter, Jahrg. VII, Nr. 16—20, 1884.

Druckfehlerberichtigung

zu Franz: Was ist ein „höherer Organismus"?

In der genannten Arbeit sind, offenbar infolge eines Versehens, manche z. T. sinnstörende Druckfehler stehen geblieben, wovon ich die wichtigsten hier verbessere:

S. 2 Z. 19 v. o.: statt Wirklichkeit lies: Willkürlichkeit.
„ 3 „ 1 „ u.: „ neue Vorstellungen lies: neue falsche Vorstellungen.
„ 5 „ 20 „ „: „ übrige lies: übliche.
„ 14 „ 20 „ o.: „ Haekel lies: Haeckel.
„ 17 „ 18 „ „: „ Haake lies: Haacke.
„ 19 „ 15 „ u.: „ Organismen lies: Organe.
„ 34 „ 22 „ „: „ Haekel lies: Haeckel.
„ 34 „ 17 „ „: „ Gynopitheca lies: Cynopitheca
„ 38 „ 12 „ „: „ Stichelfortsatz lies: Sichelfortsatz.
„ 39 „ 1 „ „: „ 1910 lies: 1911
„ 40 „ 13 „ o.: „ Morphologie lies: Morphophysiologie.

In dem Zitat aus Rickert sind die gesperrten Worte auch im Original gesperrt.

V. F.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. 1. Mai 1911. № 9 u. 10.

Inhalt: **Stomps**, Kernteilung und Synapsis bei *Spinacia oleracea* L. — **Kohlbrugge**, Kultur und Gehirn (Schluss). — Richter, Ernährung der Algen. — Selenka, Pithecanthropusschichten. Ferrant, Schädliche Insekten. — Wasmann, Erklärung.

Kernteilung und Synapsis bei Spinacia oleracea L.

Von **Theo J. Stomps**[1]).

Mit Tafeln I—III.

Einleitung.

Als Material für die Untersuchung wurden Wurzeln sowie männliche und weibliche Blüten von *Spinacia oleracea* benutzt. Zu diesem Zwecke wurden von neun verschiedenen käuflichen Varietäten dieser Art zu verschiedenen Jahreszeiten Proben in feuchte Sägespäne ausgesäet. Ein Teil der Keimwurzeln wurde fixiert und die übrigen Keimpflänzchen auf sonnige Beete ausgepflanzt, wodurch ein schnelles Aufschießen befördert wurde. Auf diese Weise wurde erreicht, dass immer genügendes Material vorhanden war. Unterschiede in den zytologischen Erscheinungen haben sich dabei beim Blütenmaterial nicht ergeben. Aber das im Winter im warmen Gewächshaus erhaltene Wurzelmaterial stellte sich als für die Untersuchung unbrauchbar heraus. Die Färbung gelang nicht so gut und man bekam den Eindruck, dass die Wurzeln durch ein zu schnelles Wachstum gelitten hatten. Oft waren die Zellwände dick und gequollen. Nur von Samen, die bei normalen, ziemlich niedrigen

1) Diese Arbeit ist teilweise ein Auszug und teilweise eine Übersetzung meiner früheren Arbeit: Kerndeeling en Synapsis bij *Spinacia oleracea* L. Diss. Amsterdam, 162 S., 3 Taf. M. J. Portielje, Mai 1910.

Temperaturen gekeimt sind, darf ein brauchbares Material für die zytologische Untersuchung erwartet werden.

Diese Untersuchung ist größtenteils unter Leitung des Herrn Geheimrat Prof. Dr. E. Strasburger ausgeführt worden. Beim Anfertigen meiner Präparate arbeitete ich nach den Methoden, welche im Bonner botanischen Institut gebräuchlich sind. Es scheint mir überflüssig, hier auf eine Beschreibung dieser Methode einzugehen. Deshalb weise ich nur darauf hin, dass ich für die Fixierung des Blütenmaterials besonders Alkoholeisessig verwendet habe. Dabei wurden ganze männliche und weibliche Infloreszenzen abgepflückt und in die Flüssigkeit gebracht. Für Wurzeln kamen außer Alkoholeisessig auch eine mittelstarke Flemming'sche Lösung, Guignard's Fixierungsflüssigkeit und Juel's Lösung in Betracht. Die Färbung wurde hauptsächlich mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain und mit der bekannten Dreifarbenmethode vorgenommen. Da letztere weniger gute Resultate ergab, wurde besonders die erstgenannte Färbungsweise angewandt und sind auch alle Zeichnungen nach Präparaten angefertigt, welche mit Hämatoxylin gefärbt worden waren.

Bei der Untersuchung der Präparate gebrauchte ich immer die apochromatische homogene Immersion 2 mm, num. ap. 1,30 mm von Carl Zeiss mit den verschiedenen Kompensationsokularen. Da in der Regel beim Gebrauch der stärkeren Okulare das Tageslicht zu schwach ist, habe ich gewöhnlich mit Gasglühlicht gearbeitet, indem eine mit ammoniakaler Kupfersulfatlösung gefüllte Glaskugel als Lichtschirm benutzt wurde. Beim Zeichnen habe ich dafür gesorgt immer dieselben Vorschriften in Acht zu nehmen, damit man die Figuren hinsichtlich der Größe vergleichen könne.

Spinacia oleracea hat in den vegetativen Kernen ihrer diploiden Generation 12 Chromosomen aufzuweisen. Diese sind in Paaren angeordnet, und zwar nicht nur innerhalb der Kernplatten (Fig. A), sondern auch, wenn die Chromosomen in den Prophasen an der Kernwand liegen und sehr wahrscheinlich auch im Ruhezustande der Kerne. Denn sobald die Chromosomen sich in der Prophase einer Teilung aus dem Netzwerk des ruhenden Kerns herausgesondert haben (Prochromosomen sieht man im Ruhekern nicht) zeigen sie die paarweise Anordnung und bisweilen kann man beobachten, wenn in irgendeinem Paare ein Teil der beiden Chromosomen noch mehr oder weniger netzförmig ist, dass diese beiden netzförmigen Partien einander deutlich parallel liegen. Einen durchlaufenden Kernfaden habe ich niemals gesehen. Die beiden Glieder jedes Paares hatten immer, sobald sie sichtbar wurden, je zwei freie Enden.

Zwischen den Chromosomen sind Längenunterschiede vorhanden, wie man aus der Fig. A ersehen kann. Diese bleiben während der

aufeinander folgenden Kernteilungen erhalten. Ebenso wie die Anordnung zu Paaren sprechen bekanntlich auch diese konstanten Längenunterschiede für die Individualität der Chromosomen.

In normalen, in feuchten Sägespänen erzogenen Wurzeln fielen mir gelegentlich syndiploide Zellen auf. Diese verhielten sich genau wie die von Strasburger bei *Pisum* geschilderten. Bisweilen lagen sie vereinzelt, bisweilen auch in Reihen zerstreut zwischen den gewöhnlichen diploiden Zellen, von denen sie sich sofort durch ihre bedeutendere Größe unterschieden. Fig. 24, Taf. III zeigt eine Reihe dergleicher Zellen, welche in der Nähe des Wurzelvegetationspunktes lag. In den Zellen trifft man entweder einen großen Kern oder zwei diploide an. Bisweilen zählt man aber auch mehrere kleine Kerne. Studiert man Wurzelquerschnitte, dann begegnet man in zahlreichen Zellen syndiploiden Kern-

Fig. A. Normale Kernplatte aus einer Wurzel von *Spinacia oleracea* (× 2250). Die 12 Chromosomen liegen in 6 Paaren.

Fig. B. Syndiploide Kernplatte aus einer Wurzel von *Spinacia oleracea* (× 2250). Zwei gleichwertige Sätze von 6 Chromosomenpaaren sind vorhanden.

platten. In diesen ist natürlich eine doppeltgroße Anzahl Chromosomen, nämlich 24 vorhanden, wie aus der nebenstehenden Fig. B ersichtlich ist. Besonders schön tritt in dieser mit dem Zeichenapparat entworfenen, naturgetreuen und nicht etwa schematisierten Figur hervor, dass die Chromosomen in Paaren liegen. Gruppen von vier Chromosomen sah ich nie. Die vier homologen Chromosomen jedes Typus', welche in diesen Kernen vorhanden sind, bleiben also in Gruppen von je zwei liegen und diese nähern sich einander nicht, um Doppelpaare zu bilden. Die Längenunterschiede zwischen den Chromosomen gestatten aber zu entscheiden, welche Paare der Kernplatte zusammengehören.

Ich habe bei *Spinacia* auch besonders auf die Längsspaltung der Chromosomen bei den vegetativen Teilungen geachtet. Sie findet in der frühen Prophase statt, während die Chromosomen noch an der Kernwand liegen. Dabei sieht man in den Chromosomen in regelmäßigen Entfernungen hellere Stellen auftreten. Diese können nach meiner Meinung nicht als Lininintervalle be-

trachtet werden, aus denen die chromatische Substanz in benachbarte Teile des Chromosoms gewandert ist. Es sind Öffnungen, Alveolen oder Vakuolen, die durch ihre Vergrößerung schließlich die Spaltung des Chromosoms herbeiführen. Wenn dieselbe stattgefunden hat, zeigen auch die Tochterchromosomen eine Abwechselung von helleren und dunkleren Stellen. Denn wo im Mutterchromosom die Vakuolen sich befanden, müssen offenbar jetzt in den Tochterchromosomen schmälere oder hellere Stellen sichtbar sein. Hier ist noch zu bemerken, dass die beiden Tochterchromosomen unmittelbar nach der Spaltung häufig umeinander gedreht sind. Die Figuren *3—6* der Textfig. C zeigen in schematischer Weise den Verlauf dieser Teilung.

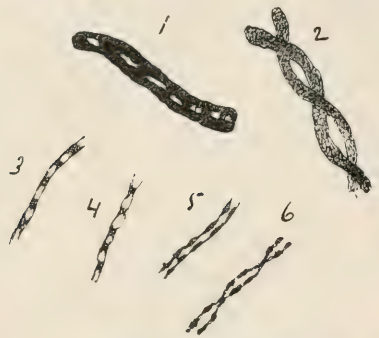


Fig. C. Schematische Darstellung der Spaltung eines breiten (*1* und *2*) und eines schmalen (*3* bis *6*) Chromosoms.

Besonders weise ich darauf hin, dass ich die dunkleren Stellen, welche sowohl Mutter- wie Tochterchromosomen bei einer Teilung zeigen, also nicht als Chromomeren oder Iden betrachten möchte, d. h. als jene größere Einheiten, zu denen die stofflichen Träger der erblichen Eigenschaften sich behufs der Teilung vereinigen sollen. Viel eher möchte ich annehmen, dass das Auftreten von Chromomeren eine mechanische Erscheinung ist, welche nur bei schmalen Chromosomen infolge der Größenzunahme der genannten Vakuolen wahrzunehmen ist. Bei breiten chromatinreichen Chromosomen wird dieses viel weniger den Anblick von Chromatinscheiben hervorrufen (*1* und *2* in Textfig. C).

Erster Abschnitt.

Die Reduktionsteilung bei *Spinacia oleracea*.

§ 1. Historischer Rückblick.

Hinsichtlich der Frage, wie die Reduktionsteilung in Sporen-, Pollen- und Embryosackmutterzellen stattfindet, sind die verschiedenen Forscher noch immer nicht zu Übereinstimmung gelangt. Im allgemeinen ist man zwar darüber einig, dass die erste Teilung die Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte herbeiführt und dass dabei die beiden Chromosomensätze der vegetativen Generation, deren der eine von der Mutter und der andere vom Vater stammen soll, auseinandergehen. Aber in Betreff der Art und Weise, wie die Diakinesepaare zu Stande kommen, besteht

noch keine Sicherheit. Haben die beiden Chromosomen, die ein solches Paar bilden, während der ganzen Prophase der Reduktionsteilung nebeneinander gelegen? Oder waren sie zuerst hintereinander angeordnet und kamen sie erst kurze Zeit vor der Diakinese nebeneinander zu liegen? Hierüber sind die Meinungen noch strittig. Sogar in Fällen, wo mehrere Forscher dasselbe Objekt studierten, wurde mehrfach keine Einigung erreicht.

Ungefähr im Jahre 1900 erschienen drei Abhandlungen, von Guignard[2]) über *Najas*, von Grégoire[3]) über *Liliaceen* und von Strasburger[4]) über verschiedenartige Gewächse, in denen auseinandergesetzt wurde, wie die Reduktionsteilung in den Mutterzellen stattfindet. Damals meinte man allgemein, dass die Chromosomen in einem durchlaufenden Kernfaden hintereinander angeordnet waren. Die genannten Gelehrten beschrieben nun, dass dieser Kernfaden der Länge nach gespaltet und dann nachher in eine generative Anzahl Glieder segmentiert wurde. Bei der ersten Teilung wichen die Hälften eines jeden dieser Glieder nach den Polen auseinander und fingen dabei an, eine zweite Längsspaltung zu zeigen. Dass die Teilung in dieser Weise verläuft, wird jetzt noch immer von den meisten Forschern angenommen. Nur mit dem Unterschiede, dass man jetzt annimmt, dass es keinen durchlaufenden Kernfaden gibt und dass die frühere sogen. erste Längsspaltung keine wirkliche Spaltung ist, sondern eine Folge davon, dass die Chromosomen in der frühen Prophase der Reduktionsteilung zu je zwei in Paaren angeordnet waren.

Dieses wurde im Jahre 1905 von Strasburger, Allen, Miyake und Overton[5]) ausführlich und für eine große Anzahl Pflanzen beschrieben. Ebenso wie von Rosenberg schon einige Zeit vorher geschehen war für somatische Kerne, nahmen sie in den Kernen der Pollenmutterzellen wahr, dass von jedem Chromosom ein Teil im Ruhestadium nicht alveolisiert war und dadurch sichtbar blieb. Overton gab diesen Chromatinkörpern den Namen Prochromosomen. In den Mutterzellen liegen diese nun vom Anfang an gepaart oder aber die Paarung wird erst kurz vor der

---

2) M. L. Guignard. Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Najas major*. Arch. d'an. micr., Bd. 2, 1899, S. 455—509.

3) Victor Grégoire. Les cinèses polliniques chez les *Liliacées*. La Cellule, Vol. XVI, 1899, S. 235—297.

4) E. Strasburger. Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Hist. Beitr., Heft VI, Jena, G. Fischer, 1900.

5) E. Strasburger. Typische und allotypische Kernteilung. — Charles E. Allen. Das Verhalten der Kernsubstanz während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense*. — K. Miyake. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monocotylen. — J. B. Overton. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906.

Synapsis deutlich. Jedenfalls gibt es ebensoviele Paare von Prochromosomen, wie Chromosomenpaare bei den vegetativen Teilungen auftreten. Strasburger nannte die Prochromosomen in Mutterzellen Gamosomen. Dann tritt das Synapsisstadium ein, in dem sich die Gamosomen einander nähern und zu Zygosomen zusammentreten. Man stellte sich nun zwar nicht mehr vor, dass die Chromosomen in einem durchlaufenden Faden hintereinander angeordnet waren, aber meinte doch, dass es zwei nebeneinander liegende Kernfäden gäbe. In jedem derselben würden dann die zu einem der beiden vegetativen Sätze gehörigen Chromosomen hintereinander angeordnet sein und zwar so, dass in den beiden Kernfäden je zwei homologe Chromosomen einander gegenüber zu liegen kämen. Im Zusammenhang hiermit meinte man jetzt auch, dass aus dem Synapsisknäuel ein durchlaufender Doppelfaden zum Vorschein kam, dessen Längshälften aus den hintereinander angeordneten und gestreckten Gamosomen bestehen würden. Diese nannte Strasburger Gamomiten. Dann wurde beobachtet, dass die Gamomiten miteinander zu Zygomiten verschmelzen, indem die Doppelnatur des Kernfadens verschwindet. Man stellt sich vor, dass hierbei ein Umtausch der stofflichen Grundlagen der Vererbung stattfindet. Bei *Lilium* scheinen die Gamomiten auch wohl schon miteinander verschmolzen aus dem Synapsisknäuel zum Vorschein zu kommen. Später spalten die Zygomiten sich wieder zu Gamomiten und tritt also der Doppelfaden wieder auf. Nachher würde dieser sich in eine generative Anzahl Paare segmentieren. Diese werden kürzer und dicker und bei der ersten Teilung gehen die beiden Chromosomen, die zusammen ein Paar bilden, nach den Polen der Spindel auseinander, wobei sie eine Längsspaltung zu zeigen anfangen. Eine ähnliche Paarung und Verschmelzung von Chromosomen in der Prophase mit darauffolgender Segmentation in eine generative Anzahl Glieder nach der Synapsis war zuvor schon von Allen[6]) beschrieben worden. Hier möge noch eine Beobachtung von Miyake bei *Galtonia* und *Tradescantia* Erwähnung finden. Bei diesen Pflanzen sah er nach der Synapsis eine reduzierte Anzahl Paare auftreten, welche, wie er meinte, durch Segmentation eines doppelten Spirems entstanden waren. Nachdem die Paare entstanden waren, konnten ihre beiden Chromosomen aber auseinander spreizen und mit den Chromosomen anderer Paare Reihen von mehreren hintereinander angeordneten Chromosomen bilden. Dadurch wird der Schein erweckt, als ob ein Kernfaden hintereinander angeordneter, anstatt gepaarter Chromosomen in früheren Stadien vorhanden gewesen wäre.

6) Charles E. Allen. Chromosomreduction in *Lilium canadense*. Bot. Gaz., Vol. XXXVII, 1904, S. 464—470 und Nuclear division in the pollenmothercells of *Lilium canadense*. Annals of Bot., Vol. XIX, 1905, S. 189—258.

Eine wichtige Frage ist auch, ob tatsächlich ein doppelter Kernfaden vorhanden ist und ob jeder seiner beiden Teile aus der generativen Zahl hintereinander angeordneter Chromosomen besteht. Overton äußert schon die Meinung, dass es nicht notwendig ist, dass die Chromosomen in zwei durchlaufenden Fäden angeordnet seien. Ebenso Rosenberg[7]) in einer Arbeit über die Reduktionsteilung bei *Listera*, *Tanacetum*, *Drosera* und *Arum*. Aber vor allem ist Grégoire[8]) Gegner der Annahme eines „spirème continu". Er und Berghs[9]) huldigen auch einer einigermaßen von der Strasburger'schen abweichenden Auffassung der synaptischen Erscheinungen, obgleich sie in den Hauptpunkten mit ihm übereinstimmen. Aus dem Netzwerk des Ruhekerns sehen sie lange dünne Fäden sich herausdifferenzieren, aber keine Gamosomen. Die dünnen Fäden paaren sich schon vor dem Synapsisstadium und geben dann dem dicken Spirem seinen Ursprung. Später hat Grégoire[10]) noch einmal bei mehreren Pflanzen untersucht, wie die Diakinesepaare entstehen. Er benutzte zu diesem Zwecke *Galtonia*, *Allium fistulosum*, *Lilium speciosum*, *L. Martagon* und *Osmunda*. Dem Ruhestadium zunächst kommt das Leptonemastadium, in welchem Paare feiner Fäden auftreten. In dem jetzt folgenden Zygonemastadium nähern diese Fäden sich einander paarweise aber sie bleiben getrennt. Nach Grégoire findet nämlich keine Verschmelzung zwischen den Chromosomen eines Paares statt. Indem die dünnen Fäden zu je zwei zusammentreten, werden scheinbar ungespaltene dicke Fäden gebildet; dieses heißt darum das Pachynemastadium. Dann entfernen die beiden zusammenstellenden Fäden jedes Paares sich wieder voneinander und drehen sich im Strepsinemastadium oft umeinander. „Ils sont plus on moins notablement entrelacés l'un autour de l'autre. Ces entrelacements sont absolument caractéristiques de la prophase hétérotypique" [11]). Diese Paare umeinander gedrehter Chromosomen „n'ont plus à subir qu'un raccourcissement et un épaississement progressifs pour devenir les gemini définitifs de la diacinèse" [12]).

Hieraus erhellt also, dass Grégoire und Strasburger darüber einverstanden sind, dass die Diakinesepaare schon sehr früh

7) O. Rosenberg. Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. Bot. Notiser, Lund 1908, S. 1—24.

8) Victor Grégoire. La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La Cellule, Vol. XXI, 1904, S. 297—314.

9) J. Berghs. La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. La Cellule, Vol. XXI, 1904 en Vol. XXII, 1905.

10) Victor Grégoire. La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux. La Cellule, Vol. XXIV, 1907, S. 369—420.

11) l. c., S. 372.

12) l. c., S. 373.

in der Prophase als solche auftreten. Nur hinsichtlich untergeordneter Punkte sind sie verschiedener Meinung. Strasburger sieht dabei dicke Gamosomen, Grégoire aber feine Fäden sich paaren; ersterer nimmt außerdem während oder nach der Synapsis eine Verschmelzung wahr, die von Grégoire abgelehnt wird.

In Betreff der Hauptfrage haben mehrere Forscher sich an die Seite von Strasburger und Grégoire gestellt. Einige beobachten dabei aber in der Prophase eine Paarung dicker Gamosomen, wie Strasburger, andere eine Paarung paralleler Fäden, wie Grégoire. Zu den erstgenannten gehören z. B. Lagerberg[13]), der bei *Adoxa*, und Rosenberg[14]), der bei *Hieracium* dicke Gamosomen wahrnahm. Auch die Auffassung des Verlaufes der präsynaptischen Stadien bei *Nymphaeaceen*, wie dieselbe von Lubimenko und Maige[15]) gegeben worden ist, ist hiermit in Übereinstimmung. Gamosomen hat auch Overton[16]) neulich wieder bei *Thalictrum purpurascens*, *Calycanthus floridus* und *Richardia africana* gesehen. Rosenberg[17]) beschreibt, dass *Crepis virens* in den vegetativen Kernen ihrer diploiden Generation nur sechs Chromosomen aufzuweisen hat und dass diese bei den Teilungen drei Paare verschiedener Länge bilden. In den ruhenden vegetativen Kernen sowohl wie in den Kernen der Pollenmutterzellen sind sechs mehr oder weniger deutlich in Paaren angeordnete Prochromosomen sichtbar. In der Synapsis liegen feine Fäden paarweise und verschmelzen schließlich miteinander. Auch hier gibt es also ursprünglich Gamosomen, die sich zu feinen Fäden strecken. Lundegårdh[18]) beobachtete bei *Calendula officinalis*, *Achillea Millefolium*, *Anthemis tinctoria* und *Matricaria Chamomilla* in den ruhenden Kernen der Mutterzellen meistens deutlich gepaarte Prochromosomen. Diese strecken sich zu Gamomiten, um nachher zu verschmelzen. So gibt es also zahlreiche Beispiele, in denen das Auftreten von Gamosomen, m. a. W.

---

13) T. Lagerberg. Über die präsynaptische und synaptische Entwickelung der Kerne in den Embryosackmutterzellen von *Adoxa moschatellina*. Bot. stud. tillägn. F. R. Kjellman, Uppsala 1906.

14) O. Rosenberg. Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. Bot. Tidsskrift, Bd. 28, 1907, S. 143—170. — O. Rosenberg. Zur Kenntnis der präsynaptischen Entwickelungsphasen der Reduktionsteilung. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 1, 1908.

15) W. Lubimenko et A. Maige. Recherches cytologiques sur le développement des cellules-mères du pollen chez les *Nymphéacées*. Rev. gén. de Bot., T. XIX, 1907.

16) J. B. Overton. On the Organization of the Nuclei in the Pollen Mother-cells of Certain Plants, etc. Ann. of Bot., Vol. XXIII, Jan. 1909.

17) O. Rosenberg. Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der *Compositen*. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 3, 1909, H. 1.

18) Henrik Lundegårdh. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dikotylen Pflanzen. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 3, 1909, H. 1.

von größeren Chromatinkörpern, die in ihrer Anzahl mit den Chromosomen übereinstimmen, beschrieben worden ist.

Andererseits ist die Kopulation feiner Fäden in der Prophase, ohne ein vorhergehendes Auftreten von Gamosomen, von Cardiff[19]) beschrieben worden und ebenso von Lundegårdh, und zwar bei *Trollius europaeus*, wie auch von Yamanouchi[20]) bei der Sporenbildung von *Nephrodium molle*.

Alle bis jetzt genannten Forscher sind also darüber einig, dass in den Ruhekernen der Mutterzellen Chromosomen gepaart nebeneinander liegen und dass sie bis zum Diakinesestadium gepaart bleiben.

Andere, gleichfalls zahlreiche, Schriftsteller haben sich aber nicht mit den Auffassungen Strasburger's und Grégoire's vereinigen können. Sie auch sehen oft die Trennung, welche früher als erste Längsspaltung betrachtet wurde. Aber sie schließen hieraus nicht auf eine Paarung von Chromosomen in der Prophase. Viel eher betrachten sie diese Trennung als eine wirkliche Spaltung, wie sie die Chromosomen bei einer normalen Teilung zeigen würden. Diese Andeutung einer Längsspaltung würde dann wieder verschwinden, je nachdem das Spirem kürzer und dicker wird. Nach dieser Auffassung gibt es wohl einen durchlaufenden Kernfaden, in welchem die Chromosomen hintereinander angeordnet sind. Aus dem Synapsisknäuel würden später Schleifen zum Vorschein kommen und ihre Schenkel würden jeder einem Chromosom entsprechen. Die Diakinesepaare würden in der Art gebildet werden, dass die Schenkel dieser Schleifen sich gegeneinander legen würden, während an dem peripheren Ende eine Querdurchschnürung der Schleifen vor sich gehen würde. Als einer der bedeutendsten Anhänger dieser Richtung muss Farmer[21]) genannt werden. Es sei hier besonders betont, dass er und seine Mitarbeiter Moore und Shove zum Teil dieselben Pflanzen untersucht haben wie Strasburger und Grégoire; so z. B. *Lilium*, *Osmunda* und *Tradescantia*. Dasselbe gilt für Mottier[22]), der z. B. *Podophyllum*,

19) I. D. Cardiff. A study of synapsis and reduction. Bull. Tor. Bot. Club, Bd. 33, 1906, S. 271—306.

20) Sh. Yamanouchi. Sporogenesis in *Nephrodium*. Bot. Gaz., Bd. 45, Jan. 1908, S. 1—30.

21) J. B. Farmer and J. E. S. Moore. New Investigations into the Reduction Phenomena of Animals and Plants. Proc. of the Royal Soc., Vol. 72, 1903. — J. B. Farmer and J. E. S. Moore. On the maiotic phase (reduction division) in animals and plants. Quart. Journ. micr. Sc., Bd. 48, 1905. — J. B. Farmer and D. Shove. On the structure and development of the somatic and heterotypic chromosomes of *Tradescantia virginica*. Quart. Journ. micr. Sc., Bd. 48, 1905.

22) D. M. Mottier. The development of the heterotypic chromosomos in pollen mother cells. Bot. Gaz., Bd. 40, 1905 and Ann. of Bot., Bd. XXI, 1907.

Lilium und *Tradescantia* studierte. Schaffner[23]), der auch eine *Lilium*-Art, nämlich *L. tigrinum*, nebst *Agave virginica* untersuchte, kam zu demselben Resultat. Als weitere Anhänger Farmer's nenne ich noch Lewis[24]), der keine Paarung von Chromosomen in präsynaptischen Stadien wahrnahm und für *Pinus* und *Thuja* beschreibt, dass hier Querdurchschnürungen in einem postsynaptischen Spirem stattfinden. Merkwürdig ist, dass Yamanouchi, welcher bei *Nephrodium* wohl Paarung gefunden hatte, davon bei *Fucus*[25]) nichts entdecken konnte. Hier beobachtete er ein einfaches Spirem, das aus den abwechselnd hintereinander angeordneten väterlichen und mütterlichen Chromosomen bestehen würde, und sieht er Schleifen auftreten, die je zwei mit den Enden verbundenen Chromosomen vertreten würden. In dieser Arbeit teilt er schon vorläufig mit, dass er bei *Osmunda* die Paarung der Chromosomen wohl beobachtet hat, und er äußert also die Meinung, dass die Reduktionsteilung nach zwei verschiedenen Typen vor sich gehen könne. Weiter stehen auch Gregory[26]) und Williams[27]) an der Seite Farmer's.

Schließlich möchte ich noch darauf hinweisen, dass die drei Forscher, welche die Reduktionsteilung bei *Oenothera*-Arten studiert haben, nämlich Gates[28]) bei *O. rubrinervis*, Geerts[29]) bei *O. Lamarckiana* und Davis[30]) bei *O. grandiflora*, der Meinung sind, dass diese hier im Farmer'schen Sinne verläuft. Gates nimmt in der Prophase noch eine Doppelstruktur wahr, aber meint diese wie Farmer deuten zu müssen. Geerts hat auch davon nichts gesehen. Beide sehen nach der Synapsis die vegetative Anzahl Chromosomen wieder auftreten, oft in langen Reihen hintereinander angeordnet. Davis sieht in diesem Stadium etwa sieben Ringe auftreten, welche zum Teil aus aus dem Synapsisknäuel zum Vorschein gekommenen Schleifen entstanden sein würden. Gates zieht aus

---

23) J. H. Schaffner. Chromosome reduction in the microsporocytes of *Lilium tigrinum*. Bot. Gaz., Bd. 41, 1906 and Ann. of Bot., Bd. XX, 1906.

24) J. M. Lewis. The behavior of the chromosomes in *Pinus* and *Thuja*. Ann. of Bot., Bd. XXII, 1908.

25) Sh. Yamanouchi. Mitosis in *Fucus*. Bot. Gaz., Bd. 47, 1909.

26) R. P. Gregory. Spore-formation in leptosporangiate ferns. Ann. of Bot., Bd. XVIII, 1904.

27) J. L. Williams. Studies in the *Dictyotaceae* I. Ann. of Bot., Bd. XVIII, 1904.

28) R. R. Gates. A study of reduction in *Oenothera rubrinervis*. Bot. Gaz., Bd. 46, S. 1—34, Juli 1908.

29) J. M. Geerts. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Rec. des Trav. Bot. Néerl., Vol. V, Livr. 2—4, 1909.

30) Bradley Moore Davis. Cytological studies on *Oenothera* I. Pollen-development of *Oenothera grandiflora*. Ann. of Bot., Vol. XXIII, No. XCII, October 1909.

seinen Untersuchungen folgenden Schluss[31]): „Evidence from this and other work shows that there are two general methods of chromosome reduction in plants, one involving a side-by-side pairing of chromatin threads (parasynapsis) to form a double spirem; the other involving an end-to-end arrangement (telosynapsis) of the maternal and paternal chromosomes to form a single spirem, which may afterward split longitudinally." Es scheint mir, dass, wo es sich um eine so fundamentale und wichtige Erscheinung handelt, dieses vorläufig unannehmbar ist. Auf diesen Punkt werde ich aber später zurückkommen, nachdem ich in den beiden folgenden Paragraphen beschrieben haben werde, wie bei *Spinacia* die Reduktionsteilung stattfindet.

§ 2. Das Entstehen der Diakinesepaare bei *Spinacia*.

In der vorliegenden Untersuchung habe ich die Reduktionsteilung vornehmlich bei der Entwickelung des Pollens studiert, während ich die Teilungen von Embryosackmutterzellen nur insoweit untersucht habe, als nötig war, um mich davon zu überzeugen, dass dabei dieselben Erscheinungen eintreten als in den Pollenmutterzellen. Aus diesem Grunde werde ich mit einer Beschreibung meiner Beobachtungen an letzteren anfangen. Zuvor möge eine Bemerkung eingeschaltet werden über die Frage, wie man das Alter eines vorliegenden Stadiums beurteilen kann.

Auf Schnitten durch jugendliche Antheren, in denen sich die Mutterzellen der Pollenkörner im Ruhestadium befinden, kann man sehen, dass sowohl diese Zellen als die umgebenden Wand- oder Tapetenzellen genau aneinanderschließen. Diese Wandzellen färben sich in diesem Stadium etwas dunkler als die Mutterzellen. Je nachdem letztere in der Entwickelung fortschreiten, wird dieser Unterschied der Farbe allmählich deutlicher. Zu gleicher Zeit fangen die Wandzellen und später auch die Mutterzellen an, sich voneinander loszulösen. Wenn man diese beiden Merkmale beachtet, kann man bei der Untersuchung eines Präparats sofort beurteilen, in welchem Stadium der Entwickelung sich die Mutterzellen in einer bestimmten Anthere befinden. Bis zur Synapsis pflegen die Mutterzellen und meistens auch die Wandzellen zusammengeschlossen zu bleiben und färben sich letztere nur wenig dunkler als erstere. Hierdurch kann man also stets mit großer Gewissheit entscheiden, ob ein prä- oder aber ein postsynaptisches Stadium vorliegt.

Die Kerne der Mutterzellen weisen im Ruhestadium fast keine färbbaren Körperchen auf. Nur der Nukleolus ist deutlich sichtbar. Sobald aber die Prophase der Teilung angefangen hat, treten

31) R. R. Gates. The behavior of the chromosomes in *Oenothera lata* × *O. gigas*. Bot. Gaz., Bd. 48, 1909, S. 195.

Chromatinkörnchen auf. Von diesen liegen je mehrere hintereinander auf einem Lininfaden. Diese Fäden liegen in geringen Entfernungen paarweise und tragen die Chromatinkörner zu je zwei einander gegenüber. Nun neigen diese Fäden zusammen und die Chromatinkörner verschmelzen (Taf. I, Fig. 5). Dadurch entstehen Bänder, die also aus zwei feinen parallelen Fäden bestehen, zwischen denen hier und da Anhäufungen von Chromatin liegen. Zwischen einem solchen Band und einem schmalen Chromosom, das sich in der Prophase einer typischen Kernteilung befindet, ist eine große Übereinstimmung zu bemerken (vgl. Textfig. C, S. 260). Aus dem weiteren Verlauf der Teilung erhellt denn auch, dass solch ein feiner Lininfaden mit hintereinanderliegenden Chromatinkörnern ein Chromosom vertritt. Das Band, das in dieser Weise durch das Zusammenneigen zweier Fäden und die Verschmelzung ihrer Chromatinkörner gebildet wird, besteht also aus zwei seitlich miteinander verbundenen Chromosomen. Weil im vegetativen Leben bei *Spinacia* 12 Chromosomen angetroffen werden, sollte man also auch erwarten, sechs derartige Bänder zu sehen. In diesen allerfrühsten Stadien ist dies aber noch nicht möglich. Wohl sah ich, dass jetzt am Nukleolus einige, und zwar sehr oft gerade sechs, sich dunkelfärbende Körner liegen und dass von diesen aus je ein Paar Lininfäden seinen Ursprung zu nehmen scheint. Über die etwaige Bedeutung dieser Erscheinung werde ich im letzten Paragraphen dieses Kapitels handeln. Sobald die Prophase etwas weiter fortgeschritten ist, kann man in vielen Zellen aber sechs Bänder d. h. sechs Chromosomenpaare, unterscheiden. Fig. 6 und Fig. 7 auf Taf. I geben zwei Kerne wieder, die sich in diesem Stadium befinden. Dass die Bänder, die in diesen beiden Figuren gesehen werden, doppelt sind, erhellt erstens aus den vielen Spaltungen, die darin vorkommen. Man sieht diese in beiden Figuren z. B. in dem Chromosomenpaar, das mit 1 bezeichnet ist, weiter im Paare 4 in Fig. 7 u. s. w. Zweitens erhellt die Doppelnatur der Bänder aus den gabelförmigen Enden, die häufig gesehen werden, z. B. bei Band 3 in Fig. 6 und bei Band 1 in Fig. 7. Aus diesen Figuren geht hervor, dass nicht von einem durchlaufenden, doppelten Kernfaden und noch weniger von einem einfachen Kernfaden die Rede sein kann. Jedes der 12 Chromosomen tritt in der Prophase als ein feines Fädchen auf, auf welchem sich Chromatinkörner finden, und das zwei freie Enden hat. Zwei parallele Fäden bilden zusammen ein Band, das also auch zwei freie Enden hat. Die sechs Bänder müssen also zusammen 12 freie Enden haben. Aber es ist nicht immer möglich, in einem Kerne diese alle zu sehen. Solches ist z. B. der Fall in dem Stadium, das in Fig. 8, Taf. I dargestellt ist. Wohl erhellt hier aus den vielen Spaltungen, von denen zwei durch ein Sternchen bezeichnet sind,

dass die Bänder doppelt sind. Weiter muss noch bemerkt werden, dass man natürlich nicht in allen Mutterzellen so schöne Stadien beobachten kann, als in den Figuren 6, 7 und 8 dargestellt sind. Es scheint mir, dass die präsynaptischen Studien für verschiedene Einflüsse außerordentlich empfindlich sind. Bisweilen sieht man in derselben Anthere zahlreiche Mutterzellen, deren Kerne aussehen wie in den genannten Figuren, und andere, in deren Kernen man nur einen verwirrten Komplex dünner Fäden beobachtet. Muss dies darauf zurückgeführt werden, dass diese Kerne besonders arm an Chromatin sind? Wahrscheinlicher kommt es mir vor, dass es sehr schwer ist, die präsynaptischen Stadien so zu fixieren, dass die Struktur in allen Zellen ganz unverändert bleibt. Übrigens bilden unzweifelhaft die Bilder, wie ich sie gezeichnet habe, die Mehrheit und hier ist kein Zweifel an der Doppelnatur der Bänder möglich. Vielleicht steht damit im Zusammenhang, dass auch bei denjenigen Stadien, welche unmittelbar der Bildung des Synapsisknäuels vorangehen, nicht immer dieselbe Struktur beobachtet wird. Fig. 9 auf Taf. I zeigt ein Bild, das sich an die Figuren 6 und 7 anschließt. Die Bänder sind reicher an Chromatin und dabei dicker und kürzer geworden. Übrigens sind noch sechs zu sehen und verraten sie ihre Doppelnatur durch Spaltungen und durch gabelförmige Enden, wie sie z. B. an dem rechten Ende der Paare 1 und 2 vorkommen. Die synaptische Kontraktion hat hier angefangen. Hierauf folgen Stadien, wie diejenigen, welche in Fig. 12 und 13 dargestellt sind und in denen der Synapsisknäuel fast fertig ist. Auch hier zeigt sich die Doppelnatur noch durch Spaltungen. Diese sieht man z. B. in Fig. 14 bei *.

Es ist mir aufgefallen, dass ein Zusammenhang zwischen dem Nukleolus und dem Chromosomenkomplex zu bestehen scheint. Schon anlässlich dessen, was in Fig. 5 auf Taf. I dargestellt ist, habe ich darauf hingewiesen. Beim Entstehen des Synapsisknäuels traf es mich, dass derselbe stets zwischen dem Nukleolus und der Kernwand gebildet zu werden scheint. In Fig. 11 sieht man, wie der Nukleolus durch das Entstehen des Synapsisknäuels von der Kernwand weggedrängt wird. In weitaus den meisten Fällen liegt er später an der von der Wand abgewendeten Seite dieses Knäuels, während letzterer an der Kernwand liegt. Dabei bleiben Nukleolus und Knäuel miteinander verbunden. Fig. 11 zeigt einen Synapsisknäuel, in welchem man die sechs Chromosomenpaare nicht unterscheiden kann. Dasselbe ist der Fall in Fig. 10. Diese Figur habe ich aber gezeichnet, weil zwei der Paare darin besonders deutlich hervortreten. Sie sind mit *a* und *b* bezeichnet und weisen sehr schöne Spaltungen und doppelte Enden auf.

Jetzt ist das Stadium der Synapsis erreicht. Fig. 1, Taf. II gibt die Darstellung eines Querschnitts einer Anthere, deren Mutter-

zellen sich in diesem Stadium befinden. Die Wandzellen haben angefangen, sich voneinander loszulösen und weisen meistens zwei Kerne auf.

Dass Tapetenzellen mehrkernig werden können, ist eine Erscheinung, die in letzter Zeit oft die Aufmerksamkeit auf sich gezogen hat. Diese Erscheinung wird durch eine Teilung des ursprünglich vorhandenen Kerns verursacht, auf welche keine Zellteilung folgt. Auch können wohl mehr als zwei Kerne in einer Zelle auftreten, aber dies habe ich bei *Spinacia* nicht beobachtet. Von nun an färben sich diese Wandzellen sehr dunkel.

Wie wir gesehen haben, entstand der Synapsisknäuel dadurch dass sechs Bänder, aus je zwei seitlich miteinander verschmolzenen Chromosomen bestehend, sich zusammenballten. Hieraus lassen sich nun folgende Erscheinungen leicht erklären. In Fig. 2, Taf. II sieht man, dass ein dicker Faden aus dem Knäuel, der deutlich mit dem Nukleolus zusammenhängt, hervorgetreten ist und dass dieser Faden eine Andeutung einer Längsspaltung aufweist. Wenn man nun bedenkt, dass der Knäuel aus sechs durcheinander gewundenen Fadenpaaren besteht, so ist es deutlich, dass, wenn ein Knäuel sich zu lockern anfängt, ein Fadenpaar zuerst mit einem seiner freien Enden oder aber mit einem mittleren Teil heraustreten kann. Im letzteren Falle wird man also eine Schleife sich aus dem Knäuel herausschieben sehen. Ein solcher Fall ist in Fig. 3, Taf. II wiedergegeben. Hier ist ein gestreckter unzweifelhaft doppelter Faden außerhalb des Knäuels angelangt, während man weiter zwei kleine Schleifen bemerkt. Die Entwickelung des Synapsisknäuels schreitet nun fort. In Fig. 4, Taf. II sind drei kleine Schleifen und zwei gestrekte Fäden herausgekommen, von denen die beiden letztgenannten wieder deutlich doppelt sind. Die Umbiegungsstelle bei *a* meine ich hierdurch erklären zu müssen, dass dieses Paar als Schleife entstanden ist und dass erst später sein eines Ende aus dem Knäuel frei wurde. In Fig. 5, Taf. II sieht man außerhalb des Knäuels vier gestreckte Fäden und eine Schleife. In allen Paaren sieht man Andeutungen von Längsspaltungen, namentlich in demjenigen, welches nach oben gerichtet ist. Die beiden nach links gerichteten weisen eine Krümmung auf, die wahrscheinlich andeutet, dass sie ursprünglich Schleifen waren.

Noch etwas weiter ist das Stadium fortgeschritten, das Fig. 6, Taf. II zeigt. Hier sieht man drei Schleifen und drei gestreckte Fäden mit zerstreuten Spaltungen. Die beiden nach links gerichteten Paare sind offenbar wieder geöffnete Schleifen. Ich hebe besonders hervor, dass alle dargestellten Mutterzellenkerne nicht von dem Messer angeschnitten worden waren. Nur diejenigen Kerne habe ich zu den Darstellungen ausgewählt, über und unter denen sich bei veränderter Einstellung des Mikroskops Protoplasma zeigte.

Dass die Schleifen geöffnet sind, kann also nicht dadurch verursacht sein, dass ich etwa einen Teil derselben weggeschnitten hatte.

Ein weiteres Stadium zeigt Fig. 7, Taf. II. Der Synapsisknäuel wird stets kleiner und es kommen drei Schleifen mit freien Enden, nämlich die, welche mit 1, 2 und 3 bezeichnet sind, und drei geschlossene Schleifen (4, 5 und 6) aus demselben hervor. Die Doppelfäden werden nun gleichmäßig kürzer und dicker, während sich hintereinander die verschiedenen Schleifen öffnen. In den Figuren 8 und 9, Taf. II ist nur noch eine geschlossen, in Fig. 10 sind sie alle geöffnet. Dass die dicken Fäden hier wirklich Paare sind, zeigt sich aus den stellenweise sichtbaren Spaltungen, und zugleich daraus, dass die beiden Enden, die am meisten nach links liegen, deutlich doppelt sind. Merkwürdig ist, dass das durch * bezeichnete Paar jetzt noch eine Umbiegungsstelle aufweist, welche darauf hinweist, dass dasselbe früher Schleifengestalt gehabt haben muss. Auch sieht man, dass von allen Paaren das eine Ende in dem nun viel kleiner gewordenen Knäuel liegen geblieben ist.

In Fig. 11, Taf. II ist noch ein späteres Stadium dargestellt, in welchem die Paare noch kürzer geworden sind. Mehrere Paare sind deutlich gespalten; auch kann man bei *a* und *b* Doppelenden bemerken. In dem mit * bezeichneten Paar sieht man wieder eine Umbiegungsstelle. Ein ähnliches Stadium zeigt auch Fig. 12, Taf. II. Die Paare *a* und *b* haben hier jedes ein deutliches gabeliges Ende, die übrigen Paare weisen in der Mitte eine Längsspaltung auf. Dies ist auch bei den beiden unteren der Fall, die eine V-förmige Gestalt haben, wahrscheinlich infolge einer früheren Schleifengestalt. Die Paare hängen, sogar bis unmittelbar vor der Diakinese, mit dem einen Ende im Knäuel zusammen. Dies zeigt sich deutlich aus Fig. 13, Taf. II. Hier haben sie ihre endgültige Gestalt erreicht, bis auf das oberste, das noch gebogen ist, aber deutlich eine Längsspaltung aufweist. Die übrigen Paare bestehen aus zwei nebeneinander liegenden Chromosomen, die nun auseinander weichen können, und zwar so, dass sie oft ein O oder ein V bilden. Zwei derartige Paare sind in diesem Kern gerade frei geworden.

Jetzt folgt das Stadium der Diakinese, das durch die Figuren 14—17, Taf. II dargestellt wird. Bezeichnend für dieses Stadium ist, dass die Paare sehr oft eine Ring- oder eine V-Form annehmen. So bemerkt man in Fig. 14 fünf V-förmige Paare und ein ringförmiges (*a*); V-förmige Paare sind auch in den übrigen Figuren dargestellt; einen Ring sieht man links vom Nukleolus in Fig. 16. Auch ist es möglich, dass sich die beiden Glieder eines Paares ganz voneinander trennen. Dies ist z. B. bei * in Fig. 16 geschehen.

Fassen wir jetzt die gegebene Beschreibung der Entstehung der Diakinesepaare bei der Pollenbildung in kurzen Worten zu-

sammen. Die zwölf im vegetativen Leben vorhandenen Chromosomen werden in der Prophase der Reduktionsteilung als achromatische oder Lininfäden sichtbar, welche stellenweise Verdickungen zeigen, die sich infolge der Anwesenheit von Chromatin dunkel färben. Diese Fäden nähern sich einander paarweise und schließlich verschmelzen die Verdickungen, welche in den beiden Fäden einander gegenübergestellt sind. In dieser Weise entstehen sechs Bänder, die je ein Paar Chromosomen vergegenwärtigen und zwei freie Enden haben. Im Synapsisknäuel sind diese Bänder durcheinandergewunden. Wenn später dieser Knäuel anfängt sich zu entwickeln, kann ein Chromosomenpaar zuerst mit einem der freien Enden aus ihm zum Vorschein kommen, aber in der Regel tritt ein mittlerer Teil als Schleife heraus. Jede von diesen Schleifen besteht aus zwei nebeneinanderliegenden und nicht aus zwei hintereinander angeordneten Chromosomen, und ist also eigentlich eine doppelte Schleife. In der Regel wird schließlich das eine Ende jedes schleifenförmigen Paares aus dem Knäuel frei, wobei eine gleichmäßige Verkürzung und Verdickung der beiden Glieder des Paares erfolgt. Hierbei kann die frühere Schleifengestalt als Umbiegungsstelle auch dann sichtbar bleiben, wenn das Paar schon stark verkürzt ist. Mit dem anderen Ende bleiben die sechs Paare lange Zeit im Knäuel zusammenhängen. Dies dauert in der Regel bis unmittelbar vor der Diakinese. Dann aber wird dieser Verband aufgehoben und legen sich die Paare der Kernwand an, wobei sie O-förmig und V-förmig werden können oder sogar ganz in die beiden zusammensetzenden Chromosomen auseinanderfallen können.

Jetzt komme ich zur Beschreibung meiner Beobachtungen an Embryosackmutterzellen. Wie man sehen wird, bestätigen sie das an den Pollenmutterzellen Gefundene.

Die junge Samenknospe ist von einem deutlichen Dermatogen überdeckt. Eine subepidermal gelegene Periblemzelle wird zur Archesporzelle. Von einem mehrzelligen Archespore habe ich nie eine Andeutung gefunden. Diese Archesporzelle teilt sich in eine periphere Wandzelle und in die mehr nach innen gelegene Embryosackmutterzelle. Im allgemeinen kann sich die Wandzelle jetzt auf verschiedene Weise verhalten; sie kann durch perikline Wände zu einer einzigen Reihe von Zellen werden; aber wo die Embryosackmutterzelle sehr breit wird, kann bei der ersten Teilung auch eine antikline Wand auftreten. Letzteres habe ich bei *Spinacia* beobachtet und in Fig. 1, Taf. I dargestellt. Während nun die Embryosackmutterzelle die verschiedenen Stadien der Reduktionsteilung durchläuft, teilt sich die distal gelegene Zellenschicht durch perikline Wände, wodurch die Embryosackmutterzelle allmählich tiefer im Nucellusgewebe zu liegen kommt. Die Anzahl der Schichten, die schließlich oberhalb der Embryosackmutterzelle auftreten, scheint

bei den verschiedenen *Spinacia*-Arten variieren zu können. Bei einer Art beobachtete ich, bis das Diakinesestadium erreicht war, eine allmähliche Vermehrung der Anzahl Schichten bis fünf; nach der ersten Teilung war diese Anzahl bis sieben gestiegen. Dagegen waren bei einer anderen Art während des Synapsisstadiums schon 4—6 Schichten vorhanden und in dem Stadium, in welchem die Schleifen aus dem Knäuel hervorkamen, zählte ich deren schon acht.

In der Embryosackmutterzelle sieht man im Kern, wenn derselbe in die Prophase der Teilung eintritt, gepaarte Chromatinkörner und feine parallele Fäden, die hier und da durch Chromatin verbunden sind, gerade wie in den Kernen der Pollenmutterzellen. Dieses ist in Fig. 1, Taf. I wiedergegeben und zwar etwas übertrieben, da der Lithograph die Linien etwas zu kräftig reproduziert hat.

Die Entwickelung des Synapsisknäuels erfolgt auf dieselbe Weise wie in den Pollenmutterzellen. Dies zeigt sich in den Fig. 2 und 3 auf Taf. I, in denen man dieselben Schleifen und gestreckten Fäden auch mit Andeutungen von Längsspaltungen sieht. Auch hier werden schließlich alle Chromosomenpaare mit dem einen Ende aus dem Synapsisknäuel frei, während das andere noch etwa in der Mitte des Kerns verbleibt, so dass infolgedessen daselbst noch ein Rest des Knäuels vorhanden ist.

Zu gleicher Zeit erfolgt die Verkürzung und Verdickung der Paare. Es ist zu bemerken, dass auch in Embryosackmutterzellen die schon bedeutend verkürzten Paare noch oft eine Umbiegungsstelle zeigen, welche wahrscheinlich wieder auf eine frühere Schleifengestalt zurückgeführt werden muss. Besonders interessant ist, dass die eigentliche Längsspaltung, welche gewöhnlich erst am Ende der ersten Teilung deutlich wird, hier oft schon viel früher, nämlich vor der Diakinese auftritt. Auch in der Diakinese, die durch Fig. 4, Taf. I dargestellt wird, ist sie sichtbar. Man kann hier vier gedrungene Paare zählen und ein Paar, dessen beide Chromosomen, die mit * bezeichnet sind, sich ganz voneinander getrennt haben. Bei *a* bemerkt man aber eine vierzählige Gruppe, eine Tetrade. Dennoch sind dies nur zwei Chromosomen. Aber diese sind jedes einzeln schon längsgespalten. Gewöhnlich tritt diese Spaltung erst auf, wenn die Chromosomen nach den Polen wandern, und Tetraden, wie ich sie hier beschrieb, gehören, wenigstens im Pflanzenreich, zu den Ausnahmen.

Im allgemeinen bestätigt also die Untersuchung der Embryosackmutterzellen das, was für die Pollenbildung beschrieben worden ist.

§ 3. Die heterotypen und homoiotypen Teilungen bei *Spinacia*.

Nachdem einmal die Diakinesepaare gebildet sind, verläuft die Reduktionsteilung bei *Spinacia* ferner in derselben Weise, wie bei

anderen Pflanzen jetzt allgemein angenommen wird. Darum werde ich sie hier nur für die Entwickelung des Pollens beschreiben.

In der Regel liegen die Chromosomenpaare in der Diakinese in der Form eines O oder eines V an der Kernwand. Wenn nun die Teilung erfolgen wird, verschwindet der Nukleolus und nimmt das Volumen des Kernes ab. Die hellgefärbten Stellen zwischen den Chromosomen werden immer kleiner und schließlich sind die Paare ganz mit Protoplasma umgeben. Man sagt dann, dass die Kernmembran verschwunden ist. Merkwürdig ist nun, dass die Paare doch ihre O-förmige oder V-förmige Gestalt behalten haben, wie in Fig. 1 auf Taf. III zu sehen ist. Dies erinnert an das, was Belajeff[32]) früher über das Zustandekommen der Reduktion geschrieben hat. Er glaubte, dass sich die Chromosomen paarweise in der Form eines V oder eines X in der Äquatorialebene der Spindel anordneten und dass bei der heterotypen Teilung nicht, wie jetzt allgemein angenommen wird, das eine Chromosom eines Paares nach dem einen Pol, und das zweite nach dem anderen wandere, mit anderen Worten, dass nicht die beiden Schenkel eines V oder eines X auseinandergingen, sondern dass sich das V und das X längsspalteten. Dadurch wanderten V-förmige oder X-förmige Paare nach beiden Polen und würden diese erst bei der homoiotypen Teilung in ihre beiden Glieder getrennt.

In der Kernplatte der ersten Teilung bei *Spinacia* fand ich aber, dass die O-förmigen oder V-förmigen Paare nicht mehr zu sehen sind (Fig. 2, Taf. III). Denn die beiden Chromosomen jedes Paares liegen nun aneinander und zwar so, dass das eine nach dem einen Pol und das andere nach dem entgegengesetzten gerichtet ist. In der Regel erfassen die Spindelfasern die Chromosomen bei dem Ende, das am meisten nach der Innenseite der Spindel gerichtet ist. Dies ist in den Fig. 4 und 5, Taf. III wiedergegeben. Bisweilen sieht man aber auch, dass ein Paar in der Mitte von den Spindelfasern erfasst wird (Fig. 3, Taf. III), wodurch dann die Chromosomen bei ihrem Auseinandergehen eine V-Form annehmen. Meistens kann man nun in jeder Spindel ein Paar finden, das wahrscheinlich in der Mitte erfasst worden ist. So scheint in Fig. 6, Taf. III, welche die Chromosomen auf dem Wege nach den Polen zeigt, das am meisten nach links liegende, sowohl im oberen als im unteren Komplex, in der Mitte an den Spindelfasern zu haften. In Fig. 7, Taf. III sind die Chromosomen bei den Polen der Spindel angelangt und sind die, welche mit *a* bezeichnet sind, deutlich V-förmig. Man könnte nun meinen, dass diese Form durch das Auftreten einer Längsspaltung entstehe. In

32) Belajeff. Über die Reduktionsteilung der Pflanzenkerne. Ber. d. D. Bot. Ges., 1898.

der Tat sind in Fig. 7 alle Chromosomen, die in Fig. 6 noch ungeteilt scheinen, deutlich in zwei dicht aneinanderliegende Hälften gespalten. Dennoch scheint es mir, dass die beiden in Fig. 7 mit *a* gezeichneten eine V-Form haben, weil sie in der Mitte von den Spindelfasern erfasst wurden und nicht, weil die zwei Längshälften etwas weiter auseinanderweichen als bei den anderen Chromosomen.

Zu diesem Schluss komme ich auf Grund einer Erscheinung, die ich in Fig. 8, Taf. III dargestellt habe. Man sieht, dass zwischen den Chromosomen Alveolen aufgetreten sind, von denen sie auseinandergedrängt werden. Dabei breiten sich die beiden Längshälften jedes Chromosoms, die am Ende der Teilung sichtbar geworden sind, oft auseinander, wodurch wieder V-förmige Figuren entstehen. Bei * in Fig. 8 sieht man nun ein Chromosom, das deutlich ein doppeltes V bildet. Dies macht es sehr wahrscheinlich, dass dasselbe in der Mitte von den Spindelfasern erfasst worden war. Konnte es doch dadurch, während es nach dem Pol wanderte, die V-Form bekommen. Zugleich mit den übrigen Chromosomen erfuhr auch dieses eine am Ende der Teilung eine Längsspaltung, und so entstand also das doppelte V. Beim Entstehen der Tochterkerne wird dies nun deutlicher. Wie später beschrieben werden wird, ist es nicht unwahrscheinlich, dass in jeder Spindel stets ein Chromosomenpaar in der Mitte von den Spindelfasern erfasst wird.

Die Alveolen, wie sie in Fig. 8 beobachtet werden, werden stets größer, umgeben schließlich die Chromosomen, und die Protoplasmastränge dazwischen verschwinden. So entstehen die Tochterkerne, von denen zwei in Fig. 9 und 10, Taf. III abgebildet sind. Die Chromosomen ändern dabei nur wenig ihre Gestalt. Die durch Längsspaltung verursachte Doppelnatur tritt aber meistens deutlich hervor. Nukleolen treten jetzt nicht auf.

Ein Punkt, auf den ich noch hinweisen muss, ist das Verhalten der durchlaufenden Spindelfasern. Wenn die Chromosomen auf dem Wege nach den Polen sind, bleiben zwischen diesen nur noch sehr wenige Verbindungsfäden übrig (Fig. 6). Wenn dann die Chromosomen bei den Polen angelangt sind und die Tochterkerne zu entstehen anfangen, wird der Raum zwischen letzteren ganz mit Protoplasma gefüllt und es hat den Anschein, als ob die Spindelfasern, die noch anwesend waren, zerrissen und desorganisiert werden. Im Protoplasma bemerkt man nun zahlreiche extranukleare Nukleolen. Später, wenn die Tochterkerne gebildet sind, ist aber ein deutlicher Phragmoplast oder Verbindungsfadenkomplex zwischen den beiden Tochterkernen vorhanden. Es kommt mir unwahrscheinlich vor, dass diese sekundären Verbindungsfäden durch Spaltung der primär anwesenden entstanden sein sollten, wie jetzt ziemlich allgemein angenommen wird. Vielmehr scheint es, dass das Cytoplasma zwischen den beiden Tochterkernen sich aufs neue zu feinen Fäden

differenziert und dass auf diese Weise der Phragmoplast entsteht. Diese Vorstellung stimmt überein mit dem, was Postma[33]) neulich für das Entstehen der Phragmoplaste bei den vegetativen Teilungen in den Wurzelspitzen von *Allium* beschrieben hat. In Fig. 9, Taf. III ist ein Teil des Phragmoplasten zu sehen, während der ganze Phragmoplast, wie er zwischen den Tochterkernen liegt, in Fig. 13, Taf. III abgebildet ist.

Nachdem sie sich einige Zeit in dem dargestellten Ruhestadium befunden haben, fangen die Tochterkerne aufs neue an sich zu teilen. Die Kernhöhle wird allmählich kleiner; Protoplasmaverbindungen treten zwischen den Chromosomen auf; kleine Alveolen sind noch dazwischen sichtbar (Fig. 11 und 12, Taf. III). Aber schließlich sind auch diese verschwunden und liegen die Chromosomen, die noch mehr oder weniger ihre Doppelnatur aufweisen, frei im Protoplasma. Es ist eine auffallende Erscheinung, dass jetzt im Protoplasma um die Chromosomen herum, die sich in der Kernplatte anordnen, große Alveolen gesehen werden. Dies zeigt sich aus Fig. 13, Taf. III und wird im folgenden Kapitel näher besprochen werden. Ebenfalls die Erscheinung, die in der untersten Spindel von Fig. 13 wahrnehmbar ist, nämlich dass die Chromosomenhälften zuerst an jenem Ende auseinanderweichen, welches nicht an den Spindelfasern befestigt ist.

Der Bau der Kernplatten dieser zweiten Teilung und die Weise, wie die schon am Ende der ersten Teilung entstandenen Chromosomenhälften auseinandergehen, zeigt sich aus den Fig. 14—17 auf Taf. III. Fig. 14 stellt eine vom Pol aus gesehene Kernplatte dar. Zwischen den Chromosomen ist das Feld dunkler infolge der Anwesenheit der Spindel und hier und da sieht man auch Andeutungen von Spindelfasern. An zwei der Chromosomen beobachtet man eine V-Form. Dies kann daher kommen, dass das Chromosom als ein doppeltes V bei dem Pol der ersten Teilung angelangt ist, wie ich es beschrieben habe, und dass die beiden V-förmigen Hälften nun übereinander in der Äquatorialebene der Spindel liegen. Aber es ist auch möglich, dass sich die zwei übereinanderliegenden Hälften eines normalen, stabförmigen Chromosoms in Bezug aufeinander ein wenig verschoben haben und dass dadurch die V-förmige Figur entsteht. Jedenfalls kann es auch bei dieser Teilung vorkommen, dass ein Chromosom in seiner Mitte von den Spindelfasern erfasst wird. Dieses zeigt sich deutlich aus Fig. 17. Man sieht hier, dass die Hälften des einen Chromosoms an dem nach der Innenseite der Spindel gerichteten Ende erfasst werden, während bei dem anderen die Spindelfasern ungefähr in der Mitte der auseinandergehenden

33) G. Postma. Bijdrage tot de kennis van de vegetatieve celdeeling bij de hoogere planten. Dissert. Groningen 1909.

Hälften befestigt sind. Ersteres ist Regel, wie u. a. aus einer Besichtigung der in den Fig. 15 und 16 dargestellten Spindeln hervorgeht. Bei * in Fig. 16 bemerkt man aber ein Chromosom, das gebogen ist und sehr wohl in seiner Mitte an einem Büschel Spindelfasern befestigt sein kann.

Anlässlich dessen, was ich bei den Spindeln der ersten Teilung beobachtete, habe ich die Vermutung ausgesprochen, dass in jeder derselben die Chromosomen eines bestimmten Paares in ihrer Mitte von den Spindelfasern erfasst werden. Es ist nun nicht unwahrscheinlich, dass das nämliche bei den Spindeln der zweiten Teilung der Fall ist. Dies würde dann übereinstimmen mit dem, was Strasburger[34]) schon im Jahre 1900 für einzelne Pflanzen beschrieben hat. Er teilt nämlich mit, dass in der Prophase der zweiten Teilung die längsgespaltenen Chromosomen an derselben Stelle von den Spindelfasern erfasst werden, wo sie am Ende der ersten Teilung an denselben befestigt waren. War ein Chromosom z. B. bei der ersten Teilung an seinem Ende von den Spindelfasern erfasst, so wird dies auch bei der zweiten Teilung wieder der Fall sein. Ebenso hat eine Anheftung in der Mitte bei der ersten Teilung eine ähnliche bei der zweiten zur Folge. Wenn meine Vermutung richtig ist, dass bei *Spinacia* bei der ersten Teilung ein Chromosom in der Mitte erfasst wird, so geht hieraus hervor, dass dieses auch bei der zweiten Teilung der Fall sein muss. Dieses wäre dann ein Argument für die Kontinuität der Zugfasern, für ihre Anwesenheit auch in dem Ruhestadium der Kerne, obwohl man sie dann nicht beobachten kann. Auf diesen Punkt komme ich aber im folgenden Paragraphen zurück.

Eine Spindel der zweiten Teilung wird auch in Fig. 18, Taf. III wiedergegeben. Die Chromosomen weichen hier in zwei Gruppen nach den Polen auseinander und in der Äquatorialebene bleiben, ebenso wie bei der ersten Teilung, nur wenige ununterbrochene Spindelfasern übrig. Das am höchsten liegende und deshalb in der Figur am dunkelsten gezeichnete Chromosom in jeder Gruppe ist offenbar in seiner Mitte an den Zugfasern befestigt. Es hat nämlich eine V-Form, was besonders in der unteren Hälfte der Figur deutlich ist. Es fällt auf, dass diese Spindeln in diesem Stadium im allgemeinen kräftiger sind, als so lange die Kernplatte noch anwesend ist.

Jetzt verschwindet allmählich der Phragmoplast der ersten Teilung und, wenn die Chromosomen bei den Polen angelangt sind, wie in Fig. 19, Taf. III dargestellt ist, kann man davon nichts mehr sehen. In den Mutterzellen sind nun vier Gruppen von je sechs

34) E. Strasburger. Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Hist. Beitr., Heft VI, Jena, G. Fischer, 1900.

Chromosomen anwesend und zwischen denselben befindet sich dichtes Plasma, in welchem man unregelmäßig verlaufende Spindelfasern sehen kann. Noch stets kann man sehen, dass eins der Chromosomen in jeder Gruppe eine V-Form hat. Dies zeigt sich z. B. in der am meisten nach links liegenden Gruppe in Fig. 19, wo man auf den ersten Blick sieben Chromosomen zu sehen meint. In der Tat sind es aber nur sechs, aber eins derselben ist V-förmig (bei *a*) und erscheint dadurch doppelt.

Zwischen diesen Chromosomen treten nun wieder Alveolen auf (Fig. 20, Taf. III), die allmählich größer werden und sie schließlich umgeben. Dann sind die Kerne der Pollenkörner fertig. Die Körner selbst entstehen durch eine Tetradenteilung der Mutterzellen. Anfangs können die Chromosomen in den Kernen kompakt bleiben oder aber es treten Alveolen darin auf und sie zerteilen sich zu einem Netzwerk. In Fig. 21 und 23, Taf. III sind diese Alveolen noch nicht deutlich zu sehen, wohl aber in Fig. 22.

Nach einiger Zeit teilt sich nun der primäre Kern des Pollenkornes und es wird in der bekannten Weise eine generative Zelle gebildet. Ich beobachtete, dass diese sich schon in der Anthere von der Wand des Pollenkornes loslöst und dann frei in die Zelle zu liegen kommt. Dieses erfolgt in derselben Weise wie Strasburger[35]) für *Lilium* beschrieben hat. Allmählich wird die Ansatzstelle der generativen Zelle an der Wand des Kornes kleiner. Dabei dringt diese kleine Zelle tiefer in das Pollenkorn hinein und zuletzt schnürt sie sich ganz von der Wand ab. Nie habe ich in den Antheren Pollenkörner mit zwei generativen Zellen gefunden und ich vermute deshalb, dass auch hier die Teilung der generativen Zelle erst im Pollenschlauch erfolgt.

Schließlich noch ein Wort über die Entwickelung der Embryosäcke. Diese ergab keine besonderen Erscheinungen und verläuft ganz normal. Wie gewöhnlich entsteht ein Embryosack mit acht Kernen und findet eine doppelte Befruchtung statt. Demzufolge findet man in den Kernplatten der sich teilenden Endospermkerne 18 Chromosomen. Dies sind drei einander gleiche Sätze. Nie beobachtete ich, dass sich hier die Chromosomen zu Gruppen von drei anordneten, ebensowenig als in den syndiploiden Kernplatten der Wurzeln je Gruppen von vier Chromosomen auftreten. Meistens lagen die 18 Chromosomen ordnungslos durcheinander. Die Anzahl der Endospermkerne ist schließlich nur gering. Das Nährgewebe besteht wenigstens größtenteils aus Perisperm. Nach Hegelmaier[36])

35) E. Strasburger. Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908.

36) Hegelmaier. Unters. über die Morphologie des Dikotylen-Endosperms. Zitiert in Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. Teil, 1. Abt. a, S. 49.

wird bei den *Chenopodiaceae* das Endosperm später vom Embryo resorbiert und ist in den reifen Samen bei dieser Familie nur Perisperm vorhanden.

§ 4. Besprechung der Resultate.

Aus den beschriebenen Beobachtungen geht hervor, dass bei *Spinacia oleracea* eine parallele Konjugation der Chromosomen während der Synapsis erfolgt. Sie bestätigen also die Anschauung, welche von Strasburger, Grégoire und zahlreichen anderen Forschern geteilt wird und die Häcker[37]) mit dem Namen „Junktionstheorie" bezeichnet. In § 1 dieses Kapitels haben wir aber gesehen, dass hinsichtlich untergeordneter Punkte noch keine vollständige Übereinstimmung zwischen den Anhängern dieser Lehre erreicht ist. Erstens besteht noch keine Gewissheit über die Frage, ob die Chromosomen in einem ununterbrochenen doppelten Spirem geordnet sind. Zweitens sind die Ansichten über die Art der Elemente, die während der Synapsis miteinander paaren, geteilt. Drittens fragt es sich, ob nur eine Paarung dieser Elemente ohne Verschmelzung erfolgt, oder aber, ob die Chromosomen in der Prophase der Reduktionsteilung sich nicht nur paaren, sondern außerdem verschmelzen. Hinsichtlich dieser drei Punkte geben die Resultate meiner Untersuchung der Reduktionsteilung von *Spinacia* eine Antwort.

Auf die Frage, ob die Chromosomen in einem ununterbrochenen doppelten Spirem geordnet sind, oder aber sich nie mit ihren Enden vereinigen, geben viele der neuesten Abhandlungen keine entscheidende Antwort. So lassen Overton und Lundegårdh die Möglichkeit offen, dass bei verschiedenen der von ihnen untersuchten Gewächse ein durchlaufender Kernfaden vorhanden ist. Rosenberg aber beobachtet bei *Crepis virens* nicht nur einen, sondern mehrere Spiremfäden und hält es also für wahrscheinlich, dass die Chromosomen sich bei dieser Pflanze nicht zu einem ununterbrochenen Spirem vereinigen. Auch bei *Spinacia* habe ich keine Andeutung eines ununterbrochenen Kernfadens finden können. Vor der Synapsis waren sehr oft sechs Bänder, je mit zwei freien Enden, sichtbar (Fig. 8, 9 und 11, Taf. I), und nach der Synapsis kamen auch keine Erscheinungen vor, die darauf hinweisen konnten, dass eine Segmentation eines Spirems erfolgen würde.

Was den zweiten Punkt betrifft, nimmt Grégoire, wie wir gesehen haben, an, dass aus dem Netzwerk des ruhenden Kerns parallele feine Fäden differenziert werden, die sich beim Eintritt des Synapsisstadiums aneinanderlegen, um erst wieder auseinander-

37) V. Häcker. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, herausgeg. von Spengel, Bd. 1, 1907.

zuweichen, nachdem sie aus dem Knäuel als Doppelfäden hervorgekommen sind. Strasburger beschrieb aber, dass vor der Synapsis dicke Anhäufungen von Chromatin auftreten, die er Gamosomen nannte. Im Knäuelstadium neigen diese nur zusammen und spinnen sich zu dünnen Fäden aus, um erst viel später zu kopulieren. Infolgedessen treten aus dem Synapsisknäuel bald zwei nebeneinanderliegende dünne Fäden hervor, die noch verschmelzen müssen, bald Doppelfäden, in denen diese Verschmelzung schon erfolgt ist.

Bei *Spinacia* sah ich in frühen präsynaptischen Stadien keine dichten Anhäufungen von Chromatin; es sind also keine Gamosomen in einer der der Chromosomen entsprechenden Anzahl vorhanden. Dem, was Grégoire beschrieben hat, entsprechend, sah ich feine parallele Fäden auftreten, auf denen in gewissen Entfernungen Chromatinkörner sichtbar waren. Diese Fäden näherten sich einander paarweise und dadurch entstanden Bänder, die je zwei Chromosomen vertraten. Ihre Anzahl war die generative. Schon bevor der Synapsisknäuel sich zu bilden anfing, hatte also die Kopulation angefangen. Aus dem Knäuel traten später dicke Fäden hervor, die je länger je deutlicher eine Längsspaltung aufzuweisen anfingen.

Unmittelbar bevor der Synapsisknäuel entsteht, sah ich oft bei *Spinacia*, dass diese sechs Körperchen, die also je zwei Chromosomen vertraten, viel kürzer waren als die Schleifen, die später aus dem Knäuel hervorkommen sollten (Fig. 11, Taf. I). Diese Körperchen stimmen hierin mit den Zygosomen von Strasburger überein, aber unterscheiden sich in dieser Hinsicht von denselben, dass hier, wie aus den vorangehenden Stadien erhellt, die beiden Chromosomen jedes Paares schon miteinander verschmolzen sind, während Zygosomen aus zwei nebeneinanderliegenden, aber nicht kopulierten Gamosomen bestehen. Nach Strasburger strecken sich diese nebeneinander zu Gamomiten und verschmelzen erst dann. Die Körperchen, die ich bei *Spinacia* vor der Synapsis beobachtete, strecken sich nach dem Knäuelstadium gleichfalls in erheblichem Maße, ebenso wie das bei Zygosomen der Fall ist. Man kann also sagen, dass der Verlauf der Reduktionserscheinungen bei *Spinacia* den Beobachtungen von Strasburger, aber gleichfalls denen von Grégoire entspricht, weil schon in der frühen Prophase feine parallele Fäden miteinander paaren.

Aus meinen Beobachtungen und aus einem Studium der Literatur glaube ich also schließen zu dürfen, dass die Verschmelzung der Chromosomen zu verschiedenen Zeiten anfangen kann. Hat eine Pflanze in ihren vegetativen Kernen stark entwickelte Prochromosomen und kommen diese auch in den Mutterzellen vor, in denen sie dann Gamosomen genannt werden, so könnten sich diese ganz in der Weise, wie Strasburger und seine Schüler dieses im

Jahre 1905 beschrieben haben, erst zu feinen Fäden ausspinnen, bevor sie kopulieren. Dasselbe könnte in anderen Pflanzen ohne oder mit kleineren Prochromosomen der Fall sein, wenn eine Mutterzelle nur ein kurzes Ruhestadium durchläuft, nachdem sie entstanden war und also die Chromosomen nicht vollständig in den Ruhezustand übergegangen waren. Bei Pflanzen, in deren Mutterzellen aber aus irgendeinem Grunde während des Ruhezustandes keine Chromatinmassen von beträchtlichen Dimensionen, sondern nur ein sehr feines Netzwerk vorkommt, wie dieses ja bei *Spinacia* der Fall ist, wäre dann die Möglichkeit größer, dass feine Fäden auftreten, welche schon sehr bald zur Kopulation übergehen, wobei dann dickere Körperchen, die mit Zygosomen zu vergleichen sind, entstehen können oder nicht. In den Pollenmutterzellen von *Spinacia* herrscht nun in den verschiedenen Zellen in dieser Hinsicht ein gewisser Grad von Variabilität, was dafür zeugt, dass die genannten Typen nicht wesentlich voneinander verschieden sind.

Auf die dritte Frage, ob die Chromosomen in der Prophase der Reduktionsteilung nicht nur paaren, sondern außerdem verschmelzen, habe ich hiermit zugleich die Antwort gegeben. Da Grégoire die Kopulation zwischen den feinen Fäden im Zygonemastadium in Abrede stellt, habe ich insbesondere auch die Paarung der Fäden in der Prophase der Reduktionsteilung beachtet. Ich sah, dass die Chromatinkörner, die auf den parallelen Lininfäden einander gegenüber angeordnet waren, miteinander verschmolzen (Fig. 7, Taf. I). Die dunkleren Stellen in den Bändern, die dadurch entstanden, kann man nicht etwa dadurch erklären, dass man annimmt, dass die Chromosomen umeinander gedreht sind. Ich wies auch schon darauf hin, dass ein solches Band eine große Übereinstimmung mit dem Bild zeigt, das ein Chromosom darbietet, welches sich in der Prophase einer typischen Mitose teilt. Weiter will ich hier daran erinnern, dass die Längshälften eines Chromosoms, das sich in der Prophase einer vegetativen Kernteilung geteilt hat, oft umeinander gedreht sind. Diese Erscheinung ist also nicht „absolument caractéristique de la prophase hétérotypique", wie Grégoire meint. Dies ist auch deshalb von Bedeutung, weil Janssens[38]) eine „Théorie de la Chiasmatypie" daran geknüpft hat, nach welcher die Chromosomen in der Prophase einer heterotypen Teilung bei ihrer Umschlingung ganze Stücke umtauschen sollten. Es scheint mir, dass sowohl die Umschlingung zweier Chromosomen in der Prophase der Reduktionsteilung als auch die Umschlingung der Hälften eines Chromosoms in der Prophase einer typischen Teilung mechanische Erscheinungen ohne weitere physiologische Bedeutung sind.

38) Siehe: La Cellule, Bd. XXV, Juli 1909.

Bei *Spinacia* beobachtete ich, wie ich schon gesagt habe, eine Verschmelzung von Chromatinkörnern, die auf den parallelen Lininfäden paarweise einander gegenüber angeordnet waren. Es stellt sich nun die Frage: wie kommen die Körner gerade einander gegenüberzustehen, bevor die Verschmelzung eintritt? Oben habe ich die Meinung erörtert, dass die sogenannten Chromomeren infolge mechanischer Ursachen entstehen und bei vegetativen Teilungen, sowohl in Mutter- als in Tochterchromosomen, nur dann auftreten, wenn diese schmal sind und wenig Chromatin enthalten. Treten nun bei *Spinacia* im Leptonemastadium der Reduktionsteilung doch solche Chromomeren auf? Macht sich doch ein Streben der stofflichen Vererbungsträger kenntlich, sich zu höheren Einheiten zu vereinigen im Zusammenhang mit den weiteren Teilungserscheinungen? Dies kommt mir nicht wahrscheinlich vor. Ich erinnere hier an das, was Grégoire anlässlich der Tatsache sagt, dass auch er bei den von ihm untersuchten Pflanzen im Leptonemastadium sogenannte Chromomeren beobachtete[39]). „Les chromomères situés le long des filaments ne sont pas des corpuscules autonomes, des unités morphologiques nettement définies, mais bien des tractus plus épais et plus chromatophiles situés sur le filament chromosomique. Ces renflements chromatiques doivent s'expliquer, au moins en partie, comme dûs à un étirement subi par les filaments et leur correspondance d'un filament à l'autre trouve probablement son explication dans le fait que cet étirement n'est subi par les filaments que lorsqu'ils sont déjà intimement rapprochés: cette élongation est donc subie par eux d'une façon identique." Dies kann nur schwerlich eine Erklärung dafür geben, dass bei *Spinacia* in der frühesten Prophase die Chromatinkörner gepaart auftreten. Aber wir müssen bedenken, dass auch die Ursachen, infolge deren in vegetativen Kernen die homologen Chromosomen Paare zu bilden pflegen, unbekannt sind und weiter, dass auch die Prochromosomen oft gepaart sind. Hieraus geht also hervor, dass, wenn von den zwei Chromosomen eines Paares ein Teil alveolisiert ist, der sichtbar bleibende Teil in vielen Fällen gleichfalls homolog ist. Aber dann liegt es auf der Hand zu fragen: warum sollten dann in der Prophase der Reduktionsteilung nicht auch „des tractus plus épais et plus chromatophiles" der beiden Chromosomen, dank ihrer uns unbekannten Homologie, zu gleicher Zeit und gepaart sichtbar werden? Diese Betrachtung spricht meines Erachtens gegen die Auffassung dieser Körperchen als Chromomeren.

Auch bei der Längsspaltung der Schleifen nach dem Pachynemastadium habe ich bei *Spinacia* keine Andeutung der Anwesenheit von Chromomeren gesehen. Im Zusammenhang mit der mecha-

39) l. c., 1907, S. 408.

nischen Erklärung des Entstehens der Chromomeren, die ich in der Einleitung gab, ist eine Mitteilung von Lundegårdh wichtig. Wo er über die Spaltung der Doppelfäden nach der Synapsis spricht, sagt er[40]): „Wie bei *Trollius* konnte ich auch bei *Matricaria* die Anwesenheit eines in Chromomeren zerteilten Spirems konstatieren. Dagegen habe ich immer einen glatten und anscheinend homogenen Kernfaden bei *Achillea* und *Anthemis* gefunden." „Das Spirem ist bei *Matricaria* sehr dünn und lang und durchsetzt den Kern in vielen Krümmungen und Schlingen." Auch hier treten also nur bei schmalen Chromosomen Chromomeren auf. Dies spricht für die gegebene Erklärung.

Einige Bemerkungen mögen hier im Zusammenhang mit meinen Beobachtungen an *Spinacia* noch beigefügt werden.

An erster Stelle ist die Diakinese hier merkwürdig, weil die beiden Glieder der verschiedenen Chromosomenpaare sich in größerem oder geringerem Maße voneinander loslösen können. Es können V-förmige und O-förmige Paare entstehen und die beiden Glieder eines Paares können sich sogar ganz trennen (Fig. 14—17, Taf. II). Dies ist eine Erscheinung, auf welche in letzter Zeit besonders Strasburger hingewiesen hat und zwar u. a. für *Thymelaeaceae*[41]) und für *Urtica*[42]). In extremen Fällen können natürlich alle Paare in ihre beiden Komponenten auseinanderfallen. Dies kann erklären, weshalb Geerts bei *Oenothera Lamarckiana* nach der Synapsis die vegetative Anzahl Chromosomen wieder auftreten sah[43]).

Besonders wichtig scheint mir auch die Feststellung der Tatsache, dass die Chromosomenpaare sehr oft bis unmittelbar vor der Diakinese in der Form eines Sterns in Zusammenhang bleiben. Ich glaube, dass sich hierdurch das Entstehen von Ketten hintereinander angeordneter Chromosomen, wie z. B. Miyake sie für *Galtonia* und *Tradescantia* beschrieben hat, auf einfache Weise erklären lässt. Stellt man sich nämlich vor, dass in diesem sternförmigen Stadium einige Paare anstatt an dem peripheren Ende an dem zentralen ihre beiden Komponenten spreizen lassen und dass letztere miteinander verbunden bleiben, dann gelangt man damit zu jenen Reihen aufeinanderfolgender Chromosomen. Meiner Meinung nach gilt diese Entstehungsweise auch für die Ketten, welche Gates bei *Oenothera rubrinervis* beobachtet hat und die er dadurch zu erklären sucht, dass er annimmt, die Chromosomen seien hier bereits

40) l. c., S. 110.

41) E. Strasburger. Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Hist. Beitr., Heft VII, 1909, S. 73.

42) E. Strasburger. Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 47, 1910, Heft 3, S. 246.

43) J. M. Geerts. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Rec. des Trav. Bot. Neerl., Vol. 5, 1909.

während der Synapsis hintereinander angeordnet. Damit gelangt er, in Übereinstimmung mit der Auffassung von Farmer und seiner Schule, zu der Vorstellung, dass die Paare durch Umbiegung, d. h. durch Faltung entstehen.

Ich komme nun zu einem zweiten Punkt. Es kommt mir nämlich vor, dass die Weise, in welcher die Paarung der Elemente in den präsynaptischen Stadien bei *Spinacia* erfolgt, imstande ist, die Kontroverse, die noch über die Reduktionsteilung herrscht, aufzuklären.

Am Ende des ersten Paragraphen dieses Kapitels habe ich darauf hingewiesen, dass Gates sich vorstellt, dass sich im Pflanzenreich zwei Typen der Reduktionsteilung finden.

Bei einem Teil der untersuchten Pflanzen sollte sie nach der schon genannten Junktionstheorie, bei einem anderen Teil nach der sogen. Faltungstheorie erfolgen. Ich habe schon darauf hingewiesen, dass dies, mit Rücksicht auf die große Wichtigkeit der Erscheinung, nicht wohl annehmbar ist. Hier mögen noch einige weitere Argumente folgen.

Erstens haben die Anhänger der beiden Richtungen sehr oft dieselben Pflanzen untersucht. Für diese kann also offenbar nur eine der Ansichten die richtige sein. Dies führt zu der Vermutung, dass solches wohl auch für diejenigen Arten der Fall sein kann, welche nur von einer der Parteien untersucht wurde. Ferner scheint es mir, dass die Darstellungen, welche von den Vertretern der Junktionstheorie gegeben werden, in der Regel ihre Ansicht besser beweisen als diejenigen, welche die Anhänger der Faltungstheorie für ihre Anschauung geben. Man vergleiche z. B. die Figuren, welche Yamanouchi zwingen, sich für *Fucus* zu letztgenannter Theorie zu neigen, während er für *Nephrodium* eine Paarung vor der Synapsis beschrieben hat.

Was mir nun ein wichtiges Resultat meiner Untersuchung der Reduktionsteilung bei *Spinacia* zu sein scheint, ist, dass die Elemente, welche vor der Synapsis miteinander paaren, sehr feine Fäden sind. Möglicherweise ist dieses ein Punkt, der der Aufmerksamkeit der Anhänger der Faltungstheorie entgangen ist, wenigstens in einigen Fällen. Ich denke hier insbesondere an die Tatsache, dass jetzt drei Forscher für das Geschlecht *Oenothera* gemeint haben, dass hier die Reduktionsteilung nach Farmer's Schema verlaufe. Dennoch ist dies meines Erachtens durchaus nicht bewiesen. An erster Stelle vermute ich, dass hier in frühen präsynaptischen Stadien Fäden kopulieren, die noch feiner sind als die bei *Spinacia*. Dies schließe ich aus Fig. 3, Taf. VI, aus den Fig. 8 und 9 auf Taf. XII von Geerts' Untersuchung der Reduktionsteilung bei *Oenothera Lamarckiana*, und weiter aus Fig. 10, Taf. XLI der Abhandlung von Davis über *O. grandiflora*. Die Bänder, welche man in diesen

Figuren sieht, kann man vergleichen mit denen, welche ich für *Spinacia* dargestellt habe. Nur sind sie weniger deutlich, was ich darauf zurückführe, dass die von diesen Forschern gewählte Chrom-Osmium-Essigsäure vielleicht kein so geeignetes Fixierungsmittel für frühe präsynaptische Strukturen ist als der Alkoholeisessig, den ich bei *Spinacia* anwendete. Ich bin also der Meinung, dass auch bei *Oenothera* eine Paarung von Elementen in der Prophase der Reduktionsteilung erfolgt. Dass nach der Synapsis hier die vegetative Anzahl Chromosomen auftritt und diese in Reihen hintereinander angeordnet sein können, ist kein Bedenken gegen diese Anschauung, wie ich oben schon erörtert habe.

Übrigens bin ich der Meinung, dass *Oenothera* kein sehr zweckmäßiges Material für die Untersuchung der Reduktionsteilung bietet. Davon habe ich mich persönlich überzeugt.

Als letzten Punkt wünsche ich eine Hypothese über die Natur der Zugfasern aufzustellen. Meiner Meinung nach bestehen diese als solche fort und sind sie auch im Ruhezustande der Kerne anwesend, obwohl sie dann unsichtbar sind. Ich schließe dies aus den folgenden, bereits genannten Beobachtungen bei *Spinacia*. Erstens treten in der Prophase der Reduktionsteilung dunkle Körner auf, welche am Nukleolus liegen, wohin je ein Paar parallel liegender Lininfäden zu wandern scheint. Später entsteht der Synapsisknäuel fast stets zwischen dem Nukleolus und der Kernwand und drängt also den Nukleolus nach dem inneren Teil des Kerns. Dabei bleiben Knäuel und Nukleolus auffallend miteinander verbunden. Zweitens werden bei der homoiotypen Teilung die Chromosomen stets an derselben Stelle von den Zugfasern erfasst als bei der heterotypen Teilung der Fall war. Was das erste Argument betrifft, muss ich noch erwähnen, dass ich mir vorstelle, dass die Zugfasern am Ende der Teilung, infolge deren der Kern der Mutterzelle entstand, von dem sich bildenden Nukleolus umgeben wurden. Ebenso wie die Chromosomen lagen sie dabei paarweise. Demzufolge verlaufen sie auch später in der Prophase der Reduktionsteilung paarweise nach dem Nukleolus.

In der Literatur sind ferner verschiedene Argumente zu finden, die meines Erachtens für eine Kontinuität der Zugfasern zeugen. Insbesondere meine ich hier die Mitteilungen über Polarität. So sagt Grégoire, wo er die Prophase der Reduktionsteilung in den Sporenmutterzellen von *Osmunda* bespricht[44]): „On voit des filaments minces nettement orientés vers un pôle du noyau." „Ils sont groupés deux par deux et déjà quelques-uns sont associés intimement et entrelacés." Und weiter weist er darauf hin, dass dies ist[45]): „le premier exemple, dans les plantes, de cette polarité

44) l. c., 1907, S. 378.
45) l. c., 1907, S. 388.

si nette des filaments lepto-zygotènes.“ Diese Erscheinung lässt sich in ausgezeichneter Weise durch eine Kontinuität der Zugfasern erklären.

Eine derartige Beobachtung machte Yamanouchi bei *Nephrodium*[46]). Ebenso zeigt eine Darstellung der Prophase der Teilung einer Pollenmutterzelle von *Calendula officinalis* (Fig. 40), die Lundegårdh gibt, Fadenpaare, welche nach dem Rand des Nukleolus verlaufen, ebenso wie ich dies bei *Spinacia* beschrieben habe. Weiter weist Harper[47]) auf einen Zusammenhang zwischen der Stelle, wo der Synapsisknäuel entsteht und dem Centrosom bei *Fungi*.

Ich glaube also schließen zu dürfen, dass eine Hypothese über die Kontinuität der Zugfasern Existenzberechtigung hat.

Zweiter Abschnitt.

Die Rolle der Vakuolen bei den Kernteilungen.

§ 1. Beobachtungen an *Spinacia oleracea*.

Bei der Untersuchung der Teilungserscheinungen in *Spinacia* habe ich insbesondere meine Aufmerksamkeit auf die Art der Kernmembran und das Verhalten der Chromosomen beim Eintreten und beim Verlassen des Ruhezustandes gerichtet. Es kommt mir vor, dass Vakuolen dabei eine wichtige Rolle spielen und ich werde das in diesem Paragraphen näher zu erörtern suchen.

Ziemlich allgemein wird angenommen, dass die Vakuolen erwachsener Zellen aus Alveolen des Cytoplasma entstehen, welches in meristematischen Zellen den Kern umgibt.

So sagt Koernicke[48]): „gehen doch die Vakuolen aus Waben des Alveolarplasma hervor, welche sich vergrößern, abrunden und zur Bildung größerer Safträume miteinander verschmelzen.“ Went hat aber entdeckt, dass in meristematischen Zellen genau dieselben Vakuolen vorkommen wie in erwachsenen, und somit sind die sogen. Alveolen tatsächlich kleine Vakuolen, die je von einem Tonoplasten umgeben sind, ebenso wie diejenigen der älteren Zellen; auch haben sie dieselben Eigenschaften wie diese. Diese wichtige Entdeckung bildet den Ausgangspunkt für die jetzt folgenden Betrachtungen über den Bau der Kerne und Chromosomen und, im Zusammenhang damit, über ihre Teilungserscheinungen.

Fangen wir unsere Besprechung mit der Frage an: Welche ist die Natur der Kernmembran? Wie wird sie nach einer Teilung gebildet; wie verschwindet sie, wenn ein Kern sich zu teilen anfängt?

46) l. c., S. 20.

47) R. A. Harper. Sexual reproduction and the organization of the nuclei in certain mildews. Publ. Carnegie Institution, Washington. Nr. 37, 1905.

48) M. Koernicke. Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XXI, 1903, S. (68).

Für die Untersuchung des Entstehens der Kernwand bei *Spinacia* sind die vegetativen Teilungen nicht sehr zweckmäßig, weil die Chromosomen einen sehr dichten Knäuel bilden, wenn sie bei den Polen angelangt sind. Zu diesem Zwecke kann man sich besser an die ersten und zweiten Teilungen in den Pollenmutterzellen wenden. Diese erwiesen sich für diese Untersuchung als besonders günstig.

Nachdem bei der ersten Teilung die längsgespaltenen Chromosomen bei den Polen der Spindel angelangt sind, liegen sie anfangs dicht zusammen (Fig. 7, Taf. III). Bald aber sieht man zwischen ihnen Alveolen, von denen sie auseinandergedrängt werden (Fig. 8, Taf. III). Wie kann diese Erscheinung erklärt werden? Anfänglich ist die Chromosomengruppe ganz von Protoplasma umgeben, in welchem zahlreiche sowohl größere als kleinere Vakuolen vorkommen, welche ihm die bekannte Schaumstruktur geben. Dann treten zwischen den Chromosomen Alveolen auf, die sich gar nicht von denen des umgebenden Plasma unterscheiden. Hieraus darf man schließen, dass in dem Plasma zwischen den beim Pol angelangten Chromosomen anfänglich zahlreiche sehr kleine Vakuolen anwesend waren, die nun anzuschwellen und die Chromosomen auseinanderzudrängen anfangen. Letztere behalten dabei ihre Gestalt und lassen nur ihre beiden Längshälften etwas weiter auseinanderspreizen. Zwischen ihnen ist in Fig. 8 eine Anzahl feiner Linien sichtbar. Dies sind die Wände der genannten Vakuolen. Allmählich werden diese nun größer und schließlich umgeben sie allseitig die Chromosomen, die auch dabei keine merklichen Veränderungen erfahren. Auf diese Weise entsteht die Wand der Tochterkerne. Dieses beobachtete ich in allen untersuchten Mutterzellen. Nie sah ich, dass Polarstrahlungen auf irgendwelche Weise mitwirkten, die Kernmembran zu bilden, wie man wohl annimmt. Daraus schließe ich deshalb, dass die Kernwand ein Tonoplast oder eine Vakuolenwand ist und dass der Kernsaft mit dem Zellsaft zu vergleichen ist.

Nun stellt sich die Frage, ob man sich vorstellen soll, dass die Kernhöhle aus einer einzigen Vakuole oder aus mehreren aneinanderschließenden besteht. Um eine Antwort zu finden, betrachten wir die Linien, die in der angeführten Fig. 8 auf Taf. III zwischen den Chromosomen gesehen werden. In den Fig. 9 und 10, welche die Tochterkerne während der Interkinese vorstellen, sind diese verschwunden. Zwei Erklärungen dieser Erscheinung sind möglich: entweder die Wände der Vakuolen sind so dünn geworden, dass man sie nicht mehr sieht; in diesem Falle wäre nur scheinbar eine große Vakuole, nämlich die Kernhöhle da. Oder die verschiedenen ursprünglich zwischen den Chromosomen vorhandenen Vakuolen sind tatsächlich zu einer einzelnen großen verschmolzen. Nimmt

man an, dass die Wände bestehen geblieben sind, so ist es deutlich, warum die Chromosomen an eine bestimmte Stelle im Kern gebunden sind. Nimmt man aber an, dass sie verschwunden sind und dass also die Chromosomen frei in die Kernhöhle zu liegen kommen, so müsste man zu Hypothesen über die Natur des Kernsaftes seine Zuflucht nehmen, um zu erklären, warum die Chromosomen nicht durch die Schwerkraft gezwungen werden, sich in einem bestimmten Teil der Kernhöhle anzusammeln. Schließlich könnte man auch erwägen, dass die Wände zum Teil verschwinden können, während zwischen den Vakuolen noch Plasmafäden übrig bleiben, die mit den Plasmasträngen in erwachsenen Zellen vergleichbar sind.

Zur Zeit, wenn die Tochterkerne der zweiten Teilung entstehen, kann man dieselben Erscheinungen beobachten. Wieder werden die Chromosomen, die anfänglich dicht aneinander bei den Polen der Spindel lagen (Fig. 19 auf Taf. III), von an Volumen zunehmenden Vakuolen voneinandergedrängt (Fig. 20, Taf. III). Diese umgeben sie schließlich und bilden so die Kernwand, ohne dass die Chromosomen dabei eine merkliche Veränderung erfahren (Fig. 21, Taf. III). Auch hier ist es deutlich, dass eine Polarstrahlung beim Entstehen der Kernmembran keine Rolle spielen kann. Später, in den Tochterkernen, sind zwischen den Chromosomen keine Plasmaverbindungen mehr zu sehen. Dieses muss wiederum entweder dadurch erklärt werden, dass die Wände zwischen den verschiedenen Vakuolen, welche die Kernhöhle bildeten, zu dünn wurden, um noch sichtbar zu sein, oder dadurch, dass sie wirklich verschwanden, indem sich die Vakuolen miteinander zu einer großen Vakuole, der Kernhöhle, vereinigten.

Beim Anfang einer Kernteilung spielt sich, wie zu erwarten ist, der umgekehrte Vorgang ab. Das Verschwinden der Kernmembran in der Prophase einer Teilung ist nichts anderes als das Kleinerwerden der Vakuolen, welche die Chromosomen umgeben, wodurch letztere schließlich frei ins Protoplasma zu liegen kommen.

In Fig. 1 auf Taf. III ist dies für den Kern einer Pollenmutterzelle von *Spinacia*, der gerade das Diakinesestadium verlassen hatte, dargestellt. Man sieht, dass die Chromosomenpaare noch dieselbe Gestalt haben wie in der Diakinese. Das Protoplasma drängt sich zwischen sie, während nur in der Mitte noch einige offene Stellen übrig geblieben sind. Dies sind die Kernvakuolen, die allmählich kleiner werden. Schließlich sind ihre Dimensionen so gering, dass man sagen kann, dass die Chromosomenpaare frei im Protoplasma liegen. Zugleich entsteht die Spindel, wobei man nur geringe Andeutungen eines multipolären Ursprungs beobachtet.

Dieselbe Erscheinung wiederholt sich, wenn die Tochterkerne sich zu teilen anfangen (Fig. 11 und 12 auf Taf. III). Allmählich

wird die Kernhöhle kleiner; es treten zwischen den Chromosomen Plasmaverbindungen auf, die offenbar Wände von Kernvakuolen sind, und das Plasma drängt sich zwischen die Chromosomen. Schließlich sind die hellen Stellen zwischen ihnen verschwunden. Die Kernvakuolen haben ihr Volumen auf ein Minimum zurückgebracht und die Chromosomen liegen also frei im Protoplasma.

Wenn die Kernmembran verschwindet und die Kernhöhle kleiner wird, sieht man zwischen den Chromosomen wieder Plasmaverbindungen erscheinen, welche Vakuolenwände sind. Dass diese jetzt wieder auftreten, erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass die Kernhöhle nicht eine einzige Höhle war, sondern aus zahlreichen aneinanderschließenden Vakuolen mit unsichtbaren, dünnen Wänden bestand. Wäre die Kernhöhle nur eine einzige Vakuole, so müsste man annehmen, dass dem Kleinerwerden der Vakuolen Teilungen vorangingen. Im anderen Fall werden einfach die unsichtbaren, aber tatsächlich vorhandenen Wände wieder deutlich.

Weiter spricht meiner Meinung nach folgende Erscheinung für die Auffassung der Kernwand als Tonoplast und der Kernhöhle als ein Vakuolenkomplex.

Wenn sich eine Pollenmutterzelle im Stadium der Diakinese befindet, sieht man in ihrem Cytoplasma nur sehr kleine Vakuolen. Sobald sie sich aber in einem Teilungsstadium befindet und die Chromosomen in der Kernplatte liegen oder auf der Wanderung nach den Pollen der Spindel begriffen oder bei denselben angelangt sind, sind im Protoplasma der Zelle die Vakuolen groß geworden (Fig. 7, Taf. III). Dies ist leicht verständlich, wenn man die Kernmembran als Tonoplast und die Kernhöhle als einen Komplex von Vakuolen auffasst. Denn das Größerwerden der Vakuolen im Cytoplasma kann dann auf Kosten der Kernvakuolen erfolgt sein. Sind später die Tochterkerne der ersten Teilung entstanden, so beobachtet man im Cytoplasma wiederum nur kleine Vakuolen. Fangen sie aber aufs neue an sich zu teilen und ist ihre Wand verschwunden, dann sind die Safträume des Plasma wieder groß geworden. Dies sieht man z. B. in Fig. 13 auf Taf. III. Sind endlich die Tochterkerne dieser zweiten Teilung fertig, so sind die Alveolen des Plasma wieder klein geworden und in den jungen Pollenkörnern ist letzteres denn auch feinmaschig. Hieraus geht somit hervor, dass die Kernhöhle an Volumen auf Kosten der Vakuolen des Protoplasma zunehmen und umgekehrt Säfte an letztere abtreten kann. Dies spricht für die Auffassung ihrer Wand als Tonoplast.

Fassen wir jetzt in kurzen Worten das bis jetzt Besprochene zusammen.

Die Kernmembran ist ein Tonoplast. Beim Ende einer Teilung liegen die Chromosomen anfangs dicht zusammen und frei im Protoplasma. Dann schwellen kleine Vakuolen, die in diesem

Plasma zwischen den Chromosomen vorhanden sind, an, drängen dadurch die Chromosomen auseinander und umgeben sie schließlich allseitig. In dieser Weise wird die Kernwand gebildet. Wahrscheinlich vereinigen sich die verschiedenen Vakuolen, welche die Kernhöhle bilden, nicht zu einer einzigen; aber ihre Wände bleiben bestehen, obgleich sie zu dünn sind, um beobachtet werden zu können. Die Zunahme an Volumen der Kernvakuolen erfolgt auf Kosten des Inhalts der Vakuolen des Protoplasma. Wenn ein Kern sich zu teilen anfängt und die Kernmembran verschwindet, spielt sich der umgekehrte Vorgang ab. Die Kernvakuolen werden dann allmählich kleiner, indem sie ihren Saft an die Vakuolen des Protoplasma übertragen. Schließlich sind sie so klein, dass die Chromosomen frei ins Protoplasma zu liegen kommen. Da, wie Went gefunden hat, in einer einzigen Zelle Vakuolen mit verschiedenen Eigenschaften vorkommen können, ist es sehr wohl möglich, dass sich die Kernvakuolen in mancher Hinsicht von den anderen Vakuolen der Zelle unterscheiden[49]).

Jetzt komme ich zu der Besprechung eines folgenden Punktes und werde zu beweisen suchen, dass auch in den Chromosomen selbst Vakuolen vorhanden sind und die Formveränderungen bedingen, welche diese Körper beim Eintreten und beim Verlassen des Ruhezustandes zeigen.

Für das Studium der Formveränderungen der Chromosomen beim Ende der Teilungen liefert *Spinacia* kein besonders brauchbares Material. Während der vegetativen Teilungen liegen diese Körperchen in einem zu dichten Knäuel und in den Tochterkernen der ersten Teilung der Pollenmutterzellen erfahren sie keine bedeutenden Veränderungen. Nur in den Tochterkernen der zweiten Teilung kann man das sogen. Alveolisieren beobachten. Dies habe ich in Fig. 22 auf Taf. III dargestellt. Anfangs sind die Chromosomen kurz und dick. Dann treten aber Höhlen darin auf und zu gleicher Zeit werden sie länger. Es leuchtet ein, dass diese Höhlen anschwellende Vakuolen sind. Sie nehmen an Größe zu auf Kosten der übrigen Kernvakuolen. Meiner Meinung nach beruht nun das sogen. Alveolisieren von Chromosomen nach einer Teilung im allgemeinen auf dem Größerwerden zahlreicher kleiner Vakuolen. Dies hat zur Folge, dass ein Chromosom in zahlreiche Lamellen zerlegt wird, die von Vakuolenwänden begrenzt sind, und die so dünn werden können, dass das Chromosom in dem Ruhezustand der Kerne nur als ein sehr feines Netzwerk sichtbar ist. Den zum Größerwerden erforderlichen Saft beziehen die Chromosomvakuolen aus den Kernvakuolen. Durch dieses Vakuolisieren werden die Chromosomen zu einem Netzwerk ausgedehnt und da die Ränder

49) Siehe den folgenden Paragraphen.

der alveolisierten Chromosomen aneinanderschließen können, kann die ganze Oberfläche eines Kerns ein einziges Netzwerk zu sein scheinen.

In der Prophase einer Teilung findet nun das Umgekehrte statt. Die Chromosomvakuolen übertragen ihren Saft der Kernhöhle und werden also kleiner. Demzufolge zieht sich das Chromosom, das im Ruhezustand netzförmig war, zu der kompakteren Form zusammen, die es während der nun folgenden Teilung behält. Diese Erscheinungen habe ich oft beobachtet. Nicht nur bei vegetativen Teilungen in Meristemen von Wurzeln und in dem Gewebe junger Samenknospen und Antheren von *Spinacia*, sondern auch bei anderen Pflanzen, u. a. in Vegetationspunkten von Wurzeln von *Allium Cepa*. Überall wurde ich in meiner Überzeugung bestärkt, dass in den Chromosomen, ebenso wie im Protoplasma, Vakuolen anwesend sind und dass ihre Volumveränderungen die mehr oder weniger gedrungene Gestalt der Chromosomen verursachen.

Anlässlich dieser Betrachtungen möchte ich noch auf die beiden folgenden Punkte hinweisen.

Erstens erinnere ich an das, was ich oben über die Längsspaltung der Chromosomen in der Prophase vegetativer Teilungen gesagt habe. Man sieht dann in den Chromosomen eine Reihe von Öffnungen auftreten, die offenbar diese Spaltung veranlassen. Nach dem, was ich in diesem Paragraphen über das Vorkommen von Vakuolen in Chromosomen gesagt habe, ist es deutlich, dass auch diese Öffnungen als Vakuolen betrachtet werden müssen. Durch ihre Vergrößerung entstehen dann die genannten Alveolen, welche die Spaltung der Chromosomen verursachen.

Zweitens möchte ich hinweisen auf den Zusammenhang zwischen der Hypothese von der Kontinuität der Zugfasern, die ich im letzten Paragraphen des vorigen Kapitels aufstellte, und dem, was in diesem Paragraphen besprochen worden ist. Die Chromosomen sind besondere Teile des Protoplasten, in denen alle erblichen Eigenschaften vertreten sind. Dieses bringt aber durchaus nicht mit sich, dass diese Teile, wie man augenscheinlich meistens annimmt, ganz von dem übrigen Protoplasma abgeschnürt sein sollten. Es scheint mir, dass dies eine willkürliche und unnötige Annahme ist. Vielmehr bilden die Zugfasern die Verbindungen des spezialisierteren Teiles des Protoplasten, in diesem Falle der Chromosomen, mit dem übrigen Protoplasma. Dieser Zusammenhang bleibt stets bestehen, auch im Ruhezustand der Kerne, obgleich man dann nichts davon entdecken kann. Dies kann zugleich als Erklärung der Tatsache dienen, dass in der Prophase einer Teilung die beiden Hälften eines Chromosoms an entsprechenden Stellen von den Spindelfasern erfasst werden. Bis jetzt nimmt man an, dass beim Verschwinden der Kernmembran die Spindelfasern von beiden Seiten

in die Kernhöhle hineindringen und sich zum Teil an die Chromosomen befestigen. Hierdurch kann aber meines Erachtens nicht erklärt werden, warum sie dieses nur an einer einzigen Stelle tun und zwar von beiden Seiten gerade an der entsprechenden Stelle in den beiden Hälften eines Chromosoms.

Bisher haben wir gesehen, dass die Kernmembran ein Tonoplast sein muss und dass in den Chromosomen Vakuolen anwesend sein müssen. Jetzt möchte ich noch darauf hinweisen, dass auch die Erscheinungen, die im Protoplasma um den Kern herum vorkommen, wenn eine Teilung erfolgen wird, und damit die Spindelbildung, das Spiel von Vakuolen sind.

Wenn sich ein Kern in der Prophase einer Teilung befindet, ändert sich die Struktur des umliegenden Protoplasma. Aus schaumförmig wird es fadenförmig. Zugleich ändert sich sein Vermögen, sich mit bestimmten Färbemitteln zu färben. So wird es mit Flemming's Dreifarbenmethode jetzt violett statt bräunlich. Strasburger[50]) hat darauf hingewiesen, dass diese Veränderung mit dem Schwinden des Nukleolus zusammengeht. Er unterscheidet das schaumförmige Plasma als Trophoplasma und das fadenförmige als Kinoplasma. Besonders an den Stellen, wo später die Pole der Spindel auftreten, häuft sich letzteres stark an und beim Verschwinden der Kernmembran veranlasst es die Entstehung der Spindelfasern in der bekannten Weise, verschieden je nachdem man Teilungen vegetativer Zellen oder aber von Pollen- oder Embryosackmutterzellen untersucht.

Diese Umbildung von Trophoplasma in Kinoplasma beruht nun im wesentlichen auf dem Kleinerwerden von Vakuolen. Wenn man sich vorstellt, dass in Reihen von Vakuolen die Querwände verschwinden, müssen in den Präparaten Protoplasmafäden sichtbar werden. Dies habe ich beobachten können und zwar besonders bei Phragmoplasten, wie die, welche in Fig. 13 auf Taf. III dargestellt sind. Zwischen zwei Fäden sieht man oft einen hellen Streifen, bisweilen aber eine Reihe kleiner Höhlen. Verschwinden dann die Querwände zwischen denselben, so kann in dieser Weise das Bild von Längsfäden entstehen.

Es muss dahingestellt bleiben, ob das Verschwinden des Nukleolus nur zufälligerweise zu gleicher Zeit mit dem Auftreten von Kinoplasma außerhalb des Kerns erfolgt oder aber damit im Kausalzusammenhang steht. In letzterem Fall könnte man sich vorstellen, dass osmotisch tätige Stoffe, die im Nukleolus lokalisiert waren,

50) E. Strasburger. Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Hist. Beitr. Heft VI, Jena, G. Fischer, 1900, S. 125. — Ferner in E. Strasburger. Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908.

jetzt im Plasma zerteilt werden, wo sie dann eine Verkleinerung der unmittelbar um den Kern gelegenen Vakuolen bedingen können.

Nach obigen Betrachtungen beruht der Mechanismus des Kernteilungsprozesses im wesentlichen auf der Tätigkeit von Vakuolen. In der Prophase einer Teilung werden die Chromosomvakuolen kleiner und treten ihren Saft an die Kernvakuolen ab. Zugleich differenziert sich um den Kern herum, durch das Kleinerwerden der Vakuolen, das schaumförmige Trophoplasma zu fadenförmigem Kinoplasma. Dann vermindern auch die Kernvakuolen ihr Volumen und entsteht die Spindel aus dem Kinoplasma, das namentlich an den Polen des Kerns gelegen ist. Hierbei können die Plasmafäden, die sich nun von beiden Seiten einander nähern, zu durchlaufenden Spindelfasern oder Stützfasern werden, indem sie sich miteinander vereinigen. Dies braucht aber nicht zu geschehen. Für die Zugfasern nehme ich, wie ich schon sagte, Kontinuität an, d. h., dass sie stets anwesend sind.

Schließlich möge anlässlich des bisher Besprochenen noch eine Bemerkung über die Bewegung der Tochterchromosomen einer Teilung nach den Polen der Spindel folgen.

Alfred Fischer[51]) führt diese Bewegung auf Wachstums- und Bewegungserscheinungen des Protoplasma zurück. Demgegenüber nehmen die meisten botanischen Cytologen an, dass die Zugfasern das Vermögen haben, die Chromosomen nach den Polen der Spindel zu ziehen. Zu dem Zwecke wären die Pole meistens direkt mit dem Ektoplasten verbunden oder sonst durch Polarstrahlungen an demselben gleichsam aufgehängt. Wenn die Zugfasern sich verkürzen, nehmen sie aber nicht an Dicke zu. Darum nimmt Strasburger an, dass ihre Verkürzung auf einem Substanzverlust beruht[52]). „So wie diese Fasern bei ihrer Anlage Nukleolarsubstanz für ihr Wachstum verwenden, so geben sie jetzt diese Substanz wieder ab und verkürzen sich damit gleichzeitig."

Beim Studium von Pollenmutterzellen von *Spinacia* habe ich aber nie beobachtet, dass die Pole der Spindeln am Ektoplasten hafteten. Ebensowenig sah ich sie durch Polarstrahlungen so damit verbunden, dass der Pol als ein fester Punkt in der Zelle und also als Stützpunkt für ziehende Kräfte betrachtet werden konnte. Darum kann ich der allgemein geteilten Anschauung nur darin beitreten, dass die Verkürzung der Zugfasern auf Substanzverlust beruht und meine ich, dass dieser Stoff an das übrige Protoplasma der Zelle abgegeben wird. Nach der in diesem Paragraphen gegebenen Erörterung stehen doch Protoplasma, Zugfasern und Chro-

51) Alfred Fischer. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasma, S. 252.
52) l. c., 1900, S. 142.

mosomen in fortwährender Wechselwirkung. Die Bewegung der letztgenannten nach den Polen muss also wohl, Fischer's Anschauung entsprechend, aus Bewegungs- und Wachstumserscheinungen des Protoplasma erklärt werden. Zwei Möglichkeiten kommen dabei in Betracht.

Einerseits könnte man annehmen, dass Protoplasmaströmungen, die an den Polen der Spindel entlang gehen, den Substanzverlust in den Zugfasern veranlassen. Dies könnte erklären, warum in der Regel die Hälften eines Chromosoms da auseinanderzuweichen anfangen, wo die Zugfasern angebracht sind.

Eine zweite Möglichkeit ist, dass Vakuolen durch ihre Spannungen dazu mithelfen, die Chromosomen nach den Polen zu drängen. Dies könnte man z. B. aus der unteren in Fig. 13 auf Taf. III dargestellten Spindel schließen. Sieht man hier doch, dass die Paare zuerst an ihren freien Enden auseinanderzuweichen anfangen, was nicht durch eine Kontraktion der Zugfasern und also nur durch eine Tätigkeit von Vakuolen erklärt werden kann. Weiter ist die in Fig. 18 auf Taf. III dargestellte Spindel der zweiten Teilung, in der die Chromosomen auf dem Wege nach den Polen sind, von Pol zu Pol gerechnet, länger als die Spindeln, die in den Fig. 15 und 16 abgebildet sind und in denen die Chromosomen noch in der Kernplatte liegen. Auf Grund einer Anzahl von mir vorgenommener Messungen scheint es mir, dass dieses die Regel ist. Auch dies kann nicht durch eine Kontraktion der Zugfasern erklärt werden, wohl aber durch eine Volumenzunahme der zwischen den beiden auseinandergehenden Chromosomenkomplexen gelegenen Vakuolen.

§ 2. Vakuolen in meristematischen Zellen.

Es kommt mir vor, dass die Anschauung, dass die Erscheinungen der Kernteilung im wesentlichen auf der Tätigkeit von Vakuolen beruhen, eine große Vereinfachung bedeutet. Darum will ich nun aus der Literatur eine Anzahl Argumente anführen, die, meiner Meinung nach, für diese Anschauung zeugen. Dabei will ich erst das Aussehen und die Bedeutung von Vakuolen besprechen und die Mitteilung cytologischer Argumente auf einen folgenden Paragraphen verschieben.

Die im vorigen Paragraphen entworfene Anwendung der Lehre von den Vakuolen auf die Kernteilungen geht von der Erfahrung aus, dass in meristematischen Zellen Vakuolen gefunden werden, die mit einer eigenen Wand versehen sind und dieselben Eigenschaften haben wie die der erwachsenen Zellen. Sie beruht weiter auf der Tatsache, dass in derselben Zelle Vakuolen verschiedener Art vorkommen können.

Unsere Kenntnisse der Vakuolen in meristematischen Zellen stützen sich auf Went's Untersuchungen[53]). Sie erscheinen dort ebenso wie in erwachsenen Zellen, sind aber in der Regel sehr klein und in großer Zahl anwesend. Went untersuchte die Initialzellen von Stengeln und Wurzeln von Phanerogamen, die Scheitelzellen von Kryptogamen, sehr jugendliche Zellen von Algen und Fungi, Embryosäcke, Eizellen, Pollenkörner und Kambiumzellen. Überall fand er Vakuolen und zwar meistens mehrere in derselben Zelle. Nur in der Scheitelzelle vieler Kryptogamen und in der Eizelle der Phanerogamen sah er oft nur eine große Vakuole. Zum Beobachten dieser Saftblasen genügt es meistens, die Präparate in eine 5%ige Zuckerlösung zu bringen. Dass sie auch in diesen Zellen eine eigene Wand besitzen, bewies Went mittelst der folgenden Erscheinung.

Wenn man eine erwachsene Zelle mit einer 10%igen Kaliumnitratlösung plasmolysiert, kann es geschehen, dass die beiden äußeren Schichten des Protoplasten absterben, während nur der Tonoplast sich kontrahiert. Ist die Zelle ungefärbt und hatte man zu der Salpeterlösung ein wenig Eosin gefügt, so kann man in diesem Falle die Vakuole als eine farblose Blase in der roten Flüssigkeit liegen sehen, während sich die beiden äußeren Schichten des Protoplasma intensiv färben. Diese Erscheinung beruht darauf, dass der Tonoplast dem tödlichen Einflusse verschiedener Reagenzien größeren Widerstand leistet als die Außenschicht und das Körnerplasma.

Über die Art dieses Widerstandes hat Verschaffelt[54]) Untersuchungen angestellt. Kann die äußere Schicht des Protoplasten die Einwirkung einer 10%igen Salpeterlösung ertragen und normale Plasmolyse herbeiführen, so kann man die Isolierung der Vakuolen dadurch veranlassen, dass man den ganzen Protoplasten erst schwächt. Dies kann z. B. durch die Anwendung einer hohen Temperatur erfolgen. Je höher diese ist, desto kürzer braucht sie zu wirken, um zu veranlassen, dass sich bei der Plasmolyse nur der Tonoplast kontrahiert. Hieraus geht hervor, dass der Tonoplast nach der Erwärmung die Wirkung der plasmolysierenden Flüssigkeiten erträgt, obgleich die äußere Schicht des Protoplasma dieses dann nicht mehr kann. Weniger schädliche Lösungen, wie Glyzerin, beschädigen unter gewöhnlichen Umständen die äußeren Schichten

---

54) E Verschaffelt. Over weerstandsvermogen van het protoplasma tegenover plasmolyseerende stoffen. Botan. jaarb. uitgeg. door het kruidk. Gen. Dodonaea te Gent, III, 1891.

53) F. A. F. C. Went. De jongste toestanden der vacuolen. Dissertatie, Amsterdam 1886. Les premiers états des vacuoles. Arch. Néerl. des Sc. ex. et nat., 1887. Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIX, 1888.

nicht und diese kontrahieren sich somit. Durch eine vorhergehende Einwirkung einer höheren Temperatur kann man diese Schichten aber so schwächen, dass sich auch in diesen Lösungen nur der Tonoplast zusammenzieht. Dieselben Resultate wie mit höherer Temperatur kann man erzielen durch das Vorenthalten von Sauerstoff oder von Nahrung und durch verschiedene andere schädliche Einflüsse.

Went ließ eine mit Eosin gefärbte 10%ige Salpeterlösung auf meristematische Zellen einwirken. Die beiden äußeren Schichten des Protoplasma starben dabei ab und färbten sich rot, während die Vakuolen lebendig blieben und als farblose Bläschen in der roten Masse lagen. Durch einen sanften Druck konnte er sie aus dem gefärbten Plasma hervortreten lassen. Erwärmte er dann das Präparat unter dem Mikroskop, so sah er die Bläschen platzen, sobald die Temperaturgrenze des Lebens erreicht wurde. Aus dem Angeführten geht hervor, dass schon in den jüngsten Zellen viele kleine Vakuolen mit einer eigenen Wand oder Tonoplast anwesend sind. Wendet man dies auf junge Kerne an, so muss man es für sehr wohl möglich halten, dass nach einer Kernteilung, wenn die Chromosomen bei den Polen der Spindel liegen, kleine Vakuolen zwischen ihnen vorhanden sind und durch ihre Anschwellung die Kernmembran bilden. Ebenso ist die Möglichkeit nicht zu leugnen, dass in den Chromosomen selbst gleichfalls Vakuolen vorhanden sind und dass diese das sogen. Alveolisieren verursachen.

Besonders möchte ich darauf hinweisen, dass von diesen Vakuolen die Wand als das Primäre und der Inhalt als das Sekundäre betrachtet werden muss, obgleich dieses im Gegensatz steht zu der Anschauung Pfeffer's[55]) Meint dieser Forscher doch, dass reichlich aufgenommenes Imbibitionswasser sich tropfenartig inmitten des Protoplasma ansammeln würde und dass dieses dann eine Wand um dasselbe herum ablagern würde. Um diese Meinung zu begründen, gibt er die Darstellung eines Wurzelhaars von *Hydrocharis morsus ranae*, das in Wasser zerdrückt wurde. Im herausgeflossenen Protoplasma treten nun große Vakuolen auf und zwar nach Pfeffer infolge der Absonderung reichlich aufgenommenen Imbibitionswassers. Mit wenigstens ebenso großem Recht kann diese Erscheinung aber auf eine Anschwellung schon vorhandener Vakuolen zurückgeführt werden und dieses entspricht einer Mitteilung Pfeffer's, nach der die genannten Bläschen in plasmolysierenden Flüssigkeiten nicht entstehen. Diese würden aber offenbar, falls man es mit einer Imbibitionserscheinung zu tun hatte, gleichfalls Vakuolen hervorrufen müssen.

In erwachsenen Zellen haben die Vakuolen das Vermögen, sich in kleinere zu teilen und miteinander zu verschmelzen. Ein schönes

55) Pfeffer. Pflanzenphysiologie, S. 92, Fig. 6.

Beispiel dafür liefern die sogen. Aggregationserscheinungen in den Tentakeln von *Drosera*, die Darwin entdeckt hat. Wenn infolge irgendeines Reizes die Drüsen zu stärkerer Ausscheidung übergehen, kann man in den Zellen von Drüse und Stiel namentlich drei Veränderungen beobachten[56]); 1. eine beschleunigte Zirkulation des wandständigen Protoplasma; 2. eine Teilung der Vakuole in kleinere und 3. eine bedeutende Verminderung des Volumens dieser Vakuolen. Hierbei lassen diese einen Teil ihres Inhalts in das Protoplasma treten, aber der rote Farbstoff und gewisse gelöste Eiweiße bleiben in den Vakuolen. Nachdem der Reiz aufgehört hat, vergrößern sich diese wieder, verschmelzen und die Zelle kehrt wieder zum ursprünglichen Zustand zurück.

Ein anderes gutes Beispiel liefert das Entstehen der Aleuronkörner. Wakker[57]) fand bei Pflanzen, die im Besitz solcher Körner sind, dass in den Zellen des reifenden Endosperms die große Vakuole sich in zahlreiche kleinere teilt und dass dieselben Eiweiß in sich aufspeichern. Auf diese Weise entstehen die Aleuronkörner. Beim Keimen wird das Eiweiß gelöst und verschmelzen die kleinen Vakuolen wieder zu größeren.

Nach Went erfolgen auch in meristematischen Zellen Teilungen und Verschmelzungen von Vakuolen. Um dieses zu sehen, braucht man junge Zellen nur in Zuckerlösungen von 3—5% zu untersuchen. Besonders günstig hierfür fand er die Hyphen von Fungi. Dieselbe Beobachtung machte er aber bei jungen Pollenkörnern, bei Haaren, Initialzellen von Stengeln und Wurzeln, u. s. w. Schöne Beispiele für Teilungen von Vakuolen findet man weiter in den Untersuchungen desselben Schriftstellers über das Entstehen dieser Organe in den Fortpflanzungszellen der Algen[58]). Wenn aus einer Mutterzelle zahlreiche Schwärmsporen gebildet werden, während anfangs nur eine einzige Vakuole anwesend war, sieht man diese sich durch Teilung so vermehren, dass jede Zoospore eine bekommen kann.

Die Tatsache, dass schon in jugendlichen Zellen die Vakuolen miteinander verschmelzen können, gibt der Erklärung des Entstehens von Kinoplasma als Folge der Verschmelzung von Reihen kleiner Vakuolen genügenden Halt.

Ein anderer wichtiger Punkt, der hier besprochen werden muss, ist, dass in derselben Zelle Vakuolen verschiedener Art vorkommen

56) de Vries. Über die Aggregation im Protoplasma von *Drosera rotundifolia*. Bot. Ztg., 1886, S. 1.

57) J. H. Wakker. Aleuronkorrels zijn vacuolen. Maandblad voor nat. wet., 1886, Nr. 7 und 1887, Nr. 5 und 6; Bot. Centralblatt, Bd. XXXIII, Nr. 12; Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzellen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd XIX, 1888, S. 423.

58) F. A. F. C. Went. Die Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. Bot. Ztg., 1889 und Die Entstehung der Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXI, 1890.

können. Dies ist besonders deutlich, wenn eine der Vakuolen einen gefärbten Zellsaft enthält, aber die übrigen nicht, wie dies bei vielen Blumenblättern der Fall ist. Ein Beispiel dafür geben die Blumen von *Camellia*, welche Went studiert hat. Hier liegt in der Mitte jeder Zelle ein roter Zellsaft und um diesen herum mehrere kleine farblose sogen. Adventivvakuolen. Der gefärbte Zellsaft weist außerdem eine Reaktion auf Gerbstoff auf. Untersucht man nun junge, noch farblose Blumenblätter, so zeigt es sich, dass der Gerbstoff schon dann in der zentralen Vakuole anwesend ist. Auf noch jüngeren Stadien sind die verschiedenen Vakuolen auch in dieser Hinsicht nicht voneinander zu unterscheiden. Dieses ist für unseren Zweck sehr wichtig. Vakuolen, die in einem jungen Stadium gar nicht voneinander abzuweichen scheinen, können später doch verschiedene Eigenschaften haben. Ebensogut ist es also möglich, dass kleine Vakuolen, die zwischen und um die Chromosomen liegen, wenn diese nach einer Teilung bei den Polen der Spindel angelangt sind, sich zu Kernvakuolen differenzieren und sich dabei in mancher Hinsicht von den übrigen Vakuolen der Zelle unterscheiden.

Anlässlich dieser Erscheinung kann die Frage aufgeworfen werden, ob man annehmen soll, dass diese Kernvakuolen bestimmte Vakuolen mit besonderen Eigenschaften sind, oder aber ob die gewöhnlichen Vakuolen der Zelle unter gewissen Einflüssen diese Eigenschaften annehmen können. Im ersteren Fall müsste man sich vorstellen, dass bei einer Kernteilung die kleingewordenen Vakuolen mit den Chromosomen nach den Polen wandern und dort aufs neue anschwellen. Im letzteren Fall könnten jedesmal beliebige Vakuolen des Protoplasma unter den Einfluss der Chromosomen gelangen und dabei zu Kernvakuolen werden.

Letzteres kommt mir am wahrscheinlichsten vor, weil für diese Anschauung wichtige Argumente sprechen. So kommen nach Went in den Blumenblättern von *Glycine sinensis* weiße und blaue Vakuolen vor, welche durch alle Übergänge miteinander verbunden sind. Dieses macht es unwahrscheinlich, dass für jede Färbung ein besonderer Tonoplast anwesend sein sollte. Ein kräftiges Argument bietet auch folgendes. Wenn man eine weißblühende Varietät einer roten Spezies mit dem Pollen der letztgenannten befruchtet, pflegt in dem Bastard die rote Farbe zu dominieren. Die Vakuolen des Bastards entstehen aber aus denen der Eizelle der Mutterpflanze und diese würden bei Selbstbestäubung nur ungefärbte Nachkommen geben. Offenbar bringt also der männliche Geschlechtskern die Eigenschaft für Farbe mit sich und werden die Vakuolen des Bastards von demselben beeinflusst. Hiermit zu vergleichen ist folgendes Beispiel, das de Vries[59]) nennt. Wird eine Pflanze,

59) de Vries. Intrazellulare Pangenesis. 1889, S. 198.

die nicht das Vermögen hat, in ihren Vakuolen Apfelsäure zu bilden, von einer anderen bestäubt, welche dieses Vermögen besitzt, so kommt diese Säure doch in den Vakuolen des Bastards vor. Dies ist dann offenbar durch die Anwesenheit des männlichen Kerns verursacht.

In den angeführten Beispielen ändern Vakuolen ihre Eigenschaften unter dem Einfluss der Zellkerne. Wir dürfen dies also auch für die Vakuolen der Zellkerne selbst annehmen.

§ 3. Cytologische Argumente.

Wenn man die neuere cytologische Literatur mit Rücksicht auf eine etwaige Rolle von Vakuolen in den Kernen studiert, findet man eine Menge Figuren und Beobachtungen, die für diese Vorstellung sprechen. Es ist unmöglich, alle Argumente hier zusammenzubringen, aber ich halte es für wichtig, wenigstens einige davon anzuführen.

Erstens weise ich darauf hin, dass schon früher beschrieben worden ist, dass in einigen Stadien der Kernteilung innerhalb der Teilungsfigur Vakuolen beobachtet werden können. Sypkens[60]) sagt für die Teilung der freien Kerne im protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosacks von *Fritillaria imperialis*: „Wenn die Kernmembran ganz oder teilweise verschwunden ist, sehen wir den Kernraum mit einer körnigen Masse gefüllt, die der umgebenden dichtkörnigen Protoplasmazone gleich ist.“ „Oft befinden sich in der körnigen Masse innerhalb des Kernraums auch kleine, aber deutlich und scharf begrenzte Vakuolen.“ Diese stimmen meines Erachtens mit den kleingewordenen Kernvakuolen überein, welche ich bei *Spinacia* beobachtete.

Zweitens spricht Sypkens über das Eindringen von Vakuolen in die Spindel nach Ablauf der Teilung. In dem Protoplasma, das die Spindel umgibt, sind zahlreiche Vakuolen vorhanden. Nachdem die Tochterkerne einer Teilung gebildet worden sind, wird der Zusammenhang zwischen diesen und dem Verbindungsfadenkomplex aufgehoben. Dort erscheint nun Protoplasma mit Vakuolen in stets zunehmender Menge. Von der Stelle aus, wo es zuerst auftrat, also von den Tochterkernen aus, dringt dieses Plasma nun nach der Äquatorialebene durch. „Ohne Zweifel“, sagt Sypkens[61]), „stammt dieses Protoplasma mit seinen Vakuolen, das in der Teilungsfigur sichtbar wird, aus dem umliegenden Protoplasma.“ Da deshalb „die Vakuolen, die sich in bestimmten Stadien innerhalb der Teilungsfigur befinden, dort nicht entstehen, sondern ander-

60) B. Sypkens. Die Kernteilung bei *Fritillaria imperialis*. Rec. des trav. bot. Néerl., 1904, S. 33.

61) B. Sypkens, l. c., S. 53.

wärts schon vorhanden waren", entspricht dies den Ansichten von de Vries und Went. Hieran schließt sich das oben beschriebene Auftreten von Vakuolen zwischen den Chromosomen, nachdem diese bei den Polen der Spindel angelangt sind, auf einfache Weise an.

Weiter entsteht nach mehreren Schriftstellern die Kernmembran ohne die Mitwirkung von Polarstrahlungen. Dies stimmt ganz mit meinen Beobachtungen bei *Spinacia* überein. So beschreibt Lawson[62]), dass in der Telophase der heterotypen Teilung von Pollenmutterzellen von *Passiflora* und in der Telophase der Teilungen der Sporenmutterzellen von *Equisetum limosum* zwischen den Chromosomen Safträume auftreten, die größer werden und dabei die Chromosomen auseinanderdrängen. Wenn der Kernsaft schließlich mit dem Cytoplasma in Berührung käme, würde letzteres zur Bildung einer Membran übergehen, die also von cytoplasmatischer Abstammung wäre. Hieraus geht hervor, dass die erwähnten Hohlräume Vakuolen gewesen sein müssen. Diese müssen aber schon vom Anfang an eine eigene Wand besessen haben, denn gerade die Wand ermöglicht es der Vakuole, sich zu vergrößern. Die Annahme, dass das Protoplasma der Zelle sich durch eine Membran gegen den Saftraum begrenzen würde, wird dadurch ganz überflüssig.

In derselben Weise entsteht nach Grégoire und Wijgaerts[63]) die Kernmembran bei *Trillium*. Beim Ende einer Teilung bilden die Chromosomen ein „tassement polaire", wobei sie sich seitlich berühren[64]). „C'est en ce moment que l'on voit apparaître, entourant et baignant l'ensemble chromosomique, le liquide qui constituera l'enchylème du futur noyau. Il augmente rapidement, déterminant (comme nous le verrons) la formation de la vacuole nucléaire et de sa membrane."

Dies hat zur Folge, dass die Chromosomen sich voneinander entfernen, und dabei beobachten die genannten Autoren Anastomosen zwischen ihnen. Diese betrachten sie als Fäden, deren Entstehung die Folge wäre der vorangegangenen Berührung im Zusammenhang mit einer klebrigen Natur der Chromosomen. Die Möglichkeit, dass auf diese Weise beim Auseinandergehen der Chromosomen Fäden gebildet werden, ist natürlich nicht zu leugnen. Wahrscheinlicher ist es aber, dass die genannten Anastomosen nichts anderes sind als die Wände der Vakuolen, welche die Kernhöhle hervorrufen werden. Grégoire und Wijgaerts vergleichen selbst aber diese Safträume nicht mit echten Vakuolen und meinen, ebenso wie Lawson, dass die Kernmembran erst später entstehe durch

62) Anstruther A. Lawson. On the relationship of the nuclear membrane to the protoplast. Bot. Gaz., Bd. XXXV, 1903.

63) Victor Grégoire et A. Wijgaerts. La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes. La Cellule, T. XXI, Fasc. I, 1903.

64) l. c., S. 16 und 17.

„une condensation périphérique du cytoplasme autour de l'enchylème nucléaire“ [65]).

Bei *Allium* entsteht nach Grégoire[66]) die Kernmembran auf dieselbe Weise. Ebenso beschreibt Martins Mano[67]) das Auftreten von Safträumen zwischen den Chromosomen beim Ende einer Teilung. So sagt auch Berghs[68]) für *Paris quadrifolia*: „Le liquide nucléaire se dépose entre les chromosomes et les sépare. Il se forme ainsi la vacuole nucléaire, se distendant dans le protoplasme qui l'entoure de toutes parts.“ Escoyez[69]) beschreibt dasselbe für die Kernteilung von *Zygnema*.

Schließlich möchte ich noch darauf hinweisen, dass auch nach Gates[70]) bei der Entstehung der Tochterkerne der heterotypen Teilung bei *Oenothera* zwischen den Chromosomen Safträume auftreten. „The nuclear membrane appears where the karyolymph comes in contact with the cytoplasm. The nucleus so formed is at first very small, but grows rapidly to its full size by the increase in nuclear sap.“ Von der Flüssigkeit selbst sagt er, dass „it must remain uncertain whether the karyolymph is secreted by the chromosomes or merely attracted and accumulated about them from the cytoplasm.“ Nach der in diesem Kapitel entwickelten Anschauung muss natürlich letzteres der Fall sein.

So könnten noch andere Beispiele angeführt werden, in denen das Auftreten von Safträumen zwischen den Chromosomen beim Ende einer Teilung beobachtet worden ist, ebenso wie ich dies für *Spinacia* beschrieben habe. Im Zusammenhang mit der Ansicht von de Vries, Went und vielen anderen Forschern über den Bau der Pflanzenzellen muss dies überall eine Anschwellung schon vorhandener Vakuolen bedeuten. Der Tonoplast muss da sein, um das Größerwerden des Saftraums veranlassen zu können. In Verbindung damit muss die Kernmembran als Tonoplast betrachtet werden. Die Anschauung, dass sie als Produkt des Protoplasma auftritt, wo dasselbe mit dem Kernsaft in Berührung kommt, wie

---

65) l. c., S. 27.

66) Victor Grégoire. La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (Racines d'*Allium*). La Cellule, T. XXIII, Fasc. 2, 1906.

67) Thomaz Martins Mano. Nucléole et Chromosomes dans le meristème radiculaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*. La Cellule, T. XXII, Fasc. 2, 1905.

68) J. Berghs. Le fuseau hétérotypique de *Paris quadrifolia*. La Cellule, T. XXII, Fasc. 1, 1905, S. 209.

69) Eud. Escoyez. Le noyau et la caryocinèse chez le *Zygnema*. La Cellule, T. XXIV, Fasc. 2, 1907.

70) R. R. Gates. The behavior of the chromosomes in *Oenothera lata* × *O. gigas*. Bot. Gaz., Bd. XLVIII, Nr. 3, Sept. 1909.

dies in den obengenannten Untersuchungen allgemein angenommen wird, muss deshalb wegfallen.

Die Hypothese, dass auch in den Chromosomen selbst Vakuolen vorkommen, entspricht den Erfahrungen über den Bau der Kerne von van Wisselingh[71]), Grégoire, Wijgaerts u. a. Insonderheit haben Grégoire und Wijgaerts das sogen. Alveolisieren der Chromosomen beim Übergehen in den netzförmigen Zustand nach einer Teilung studiert. Ihre Figuren für *Trillium* und *Allium* sprechen in überraschender Weise für meine Meinung, dass das Alveolisieren auf das Größerwerden von Vakuolen zurückgeführt werden muss. Ich möchte hier nur noch darauf hinweisen, dass die Chromosomen im Ruhezustand nicht ausschließlich einen alveolaren Bau aufweisen. „D'autre part", sagen Grégoire und Wijgaerts[72]) „à côté de ces plages alvéolaires ou spongienses il existe aussi, dans le même noyau, de vrais filaments, qui disparaissent rapidement à la vue, lorsqu'on tourne la vis micrométrique. La structure du noyau est donc à la fois alvéolaire et réticulée, bien que, nous devons l'ajouter, le noyau présente plutôt dans son ensemble un aspect alvéolaire". Die Erklärung dieser Erscheinung geben sie selbst schon[73]). „Mais de plus, à l'intérieur même des bâtonnets, l'alvéolisation en progressant peut amener la rupture de certaines membranules et leur transformation en parties plus ou moins filamenteuses ou lamellaires." Diese Erscheinung lässt sich im Zusammenhang mit meiner Auffassung der Alveolen als Vakuolen sehr wohl erklären. Können diese sich doch derart miteinander vereinigen, dass dabei Teile der früheren Scheidewand als Fäden erhalten bleiben. So soll man sich doch auch die Entstehung der Protoplasmastränge vorstellen, die bisweilen in erwachsenen Zellen beobachtet werden.

Aus diesen und vielen anderen Untersuchungen, die ich noch anführen könnte, wird es also sehr wahrscheinlich, dass in den Chromosomen allgemein Vakuolen vorkommen und dass diese die Formveränderungen bedingen, welche erstere beim Eintreten und beim Verlassen des Ruhezustandes zeigen.

Auch für die Meinung, dass das Auftreten von Kinoplasma in der Prophase einer Teilung und die Bildung der Spindel verursacht werden durch ein Kleinerwerden von Vakuolen, verbunden mit ihren Verschmelzungen, können zahlreiche Argumente aus der Literatur angeführt werden.

---

71) C. van Wisselingh. Über den Nukleolus von *Spirogyra*. Bot. Ztg., 1898; Über das Kerngerüst. Bot. Ztg., 1899; Über Kernteilung bei *Spirogyra*. Flora, 1900; Untersuchungen über *Spirogyra*. Bot. Ztg., 1902; Über abnormale Kernteilung. Bot. Ztg., 1903; Über die Karyokinese bei *Oedogonium*. Beih. z. Bot. Centralbl., 1907.

72) l. c., S. 31.

So entsteht bei *Pellia* nach Grégoire und Berghs[74]) in der Prophase eine faserige Struktur, indem sich die Maschen des Protoplasma in der Richtung der Pole abplatten. Nach einer Teilung wird die Spindel am Äquator breiter, die Fäden entfernen sich voneinander und gehen, nachdem die Zellplatte und die neue Wand entstanden sind, wieder in das maschige Protoplasma über. Diese Verwandlung des Netzwerkes in Fäden erfolgt allmählich. Wenn man annimmt, dass die Maschen des Cytoplasma auch hier Vakuolen mit einer eigenen Wand sind, muss dies also auf eine Verkleinerung des Volumens dieser Vakuolen zurückgeführt werden. In dieser Abhandlung bestreiten Grégoire und Berghs auch die Hypothese der Kontraktion der Zugfasern auf Grund der Tatsache, dass diese sich nicht verdicken und dass die Chromosomen bis zu den Polen wandern. Eine so starke Kontraktion der Zugfasern ist, nach ihnen, undenkbar.

Für *Paris* kommt Berghs[75]) zu demselben Schluss. Im Ruhestadium zeigt das Cytoplasma ein ganz gleichförmiges Netzwerk. „Ce réseau donne le fuseau en perdant sa structure réticulée et en s'orientant spécialement sous l'influence des phénomènes dont le noyau et la cellule sont le siège. Il ne sert pas entièrement à former le fuseau: la zone périphérique n'est jamais atteinte par les modifications fusoriales; la structure réticulée y est conservée; mais elle reste toujours en relation directe avec celle du fuseau et passe graduellement en elle. De plus, à la fin de la division, le fuseau redevient le réseau cytoplasmique, en perdant son orientation.“ „Le fuseau de *Paris* n'est ainsi que le cytoplasme spécialement ordonné en vue de la division de la cellule.“ Dabei beschreibt er eine Abplattung der Maschen in der Richtung der Pole. Auch hier beruht also augenscheinlich die Entstehung der Spindel auf der Tätigkeit von Vakuolen.

Von hervorragender Wichtigkeit ist eine Abhandlung von Densmore[76]) über die Spindelbildung bei *Smilacina amplexicaulis*. Er beschreibt, dass in den Wurzelzellen dieser Pflanze die Maschen des Protoplasma bei den Polen des Kernes kleiner sind als anderswo in der Zelle. An diesen Polen entstehen nun in der Prophase dunkle Kappen, die aus sehr vielen kleinen Maschen bestehen, die mit sich dunkel färbendem Plasma umgeben sind. Zu gleicher Zeit ist der Nukleolus viel kleiner geworden, wie aus seinen Figuren

---

73) l. c., S. 12.

74) Victor Grégoire et J. Berghs. La figure achromatique dans *Pellia epiphylla*. La cellule, T. XXI, Fasc. 1, 1904.

75) J. Berghs, l. c., 1905.

76) Hiram D. Densmore. The origin, structure and function of the polar caps in *Smilacina amplexicaulis*. Univ. of Cal. Publ. in Botany. Vol. 3, Nr. 2, Dec. 1908.

hervorgeht. Es ist möglich, dass hierdurch die starke Färbbarkeit des Protoplasma verursacht wird. Densmore bespricht nun die Weise, wie aus diesem kleinmaschigen Plasma Fäden entstehen. Er sagt, dass auf Längsschnitten die Wändchen zwischen Reihen von Maschen verschwinden. Auf Querschnitten durch die Spindel beobachtet man in jungen Stadien dunkle Punkte, die durch Linien zu einem Netzwerk verbunden sind. In späteren Stadien verschwinden auch in diesen Durchschnitten die Wände der Maschen. Man kann außerdem auf Längsschnitten bemerken, dass die Fäden während dieses Prozesses dicker werden. Es scheint mir, dass hieraus deutlich hervorgeht, dass die ganze Erscheinung beruht: erstens auf einem Kleinerwerden von Vakuolen und dann auf der Verschmelzung derselben sowohl in der Länge als um die Knotenpunkte des Netzwerkes herum, das man auf Querschnitten in jungen Stadien beobachtet. Es scheint mir, dass solche Beobachtungen ein kräftiges Argument für meine Meinung sind, dass Kinoplasma durch die Tätigkeit von Vakuolen aus Trophoplasma entsteht.

Zusammenfassung der Resultate.

Spinacia oleracea hat in den vegetativen Kernen ihrer diploiden Generation 12 Chromosomen aufzuweisen. Diese sind in Paaren angeordnet und zwar nicht nur innerhalb der Kernplatten, sondern auch in den Prophasen und sehr wahrscheinlich auch im Ruhezustande der Kerne. Zwischen diesen Chromosomen sind deutliche Längenunterschiede vorhanden, die während der aufeinanderfolgenden Kernteilungen erhalten bleiben und in verschiedenen Individuen auf dieselbe Weise erscheinen.

In normalen Keimwurzeln beobachtete ich oft sogen. syndiploide Zellen. Bisweilen lagen sie vereinzelt, bisweilen auch in Reihen zerstreut zwischen den gewöhnlichen diploiden Zellen, von denen sie sich sofort durch ihre bedeutendere Größe unterschieden. Ich traf in ihnen entweder einen einzigen großen Kern oder zwei diploide oder auch mehrere kleine Kerne an. In den Kernplatten der Teilungen dieser syndiploiden Zellen zählte ich 24 Chromosomen. Wie in den normalen Kernplatten liegen auch diese in Paaren. Gruppen von je vier Chromosomen habe ich nie gesehen.

Die Längsspaltung der Chromosomen erfolgt in der frühen Prophase, während sie noch an der Kernwand liegen. Dabei tritt in jedem Chromosom eine Längsreihe von Vakuolen auf, und diese bewirken durch ihre Vergrößerung schließlich die Spaltung. Infolge der Anwesenheit dieser Vakuolen zeigen sowohl Mutter- als Tochterchromosomen eine Abwechslung von dunkleren und helleren Stellen. Häufig sind die beiden Tochterchromosomen unmittelbar nach der Spaltung umeinandergedreht.

In der Prophase der Reduktionsteilung werden die 12 Chromosomen als achromatische oder Lininfäden sichtbar, welche stellenweise Verdickungen aufweisen, die sich infolge der Anwesenheit von Chromatin dunkel färben. Diese Fäden nähern sich einander paarweise und schließlich verschmelzen die Verdickungen, welche in den beiden Fäden einander gegenübergestellt sind. In dieser Weise entstehen sechs Bänder, die je zwei Chromosomen vergegenwärtigen und zwei freie Enden haben. Ein durchlaufendes, einfaches oder doppeltes Spirem existiert also nicht. In diesem Stadium beobachtet man oft in einigen Mutterzellen einer Anthere nur einen verwirrten Komplex dünner Fäden; aber dies muss offenbar einer schädlichen Wirkung der Fixierflüssigkeit zugeschrieben werden.

Jetzt fängt die synaptische Kontraktion an. Dabei können zuvor die gepaarten Chromosomen sich mehr oder weniger zusammenziehen, bisweilen sogar zu ziemlich gedrungenen Körpern. In den verschiedenen Mutterzellen herrscht aber in dieser Hinsicht ein gewisser Grad von Variabilität.

Wenn später der Synapsisknäuel sich zu entwickeln anfängt, kann ein Chromosomenpaar zuerst mit einem der freien Enden aus ihm zum Vorschein kommen, aber in der Regel tritt ein mittlerer Teil als Schleife heraus. Eine solche Schleife besteht dann aus zwei nebeneinanderliegenden Chromosomen und ist also eigentlich eine doppelte Schleife. Dass hier Doppelfäden vorliegen erkennt man an den zahlreichen Spaltungen und den gabelförmigen Enden. Gewöhnlich sieht man auf diese Weise sechs Schleifen entstehen, da die generative Zahl hier sechs ist. Von jeder löst sich in der Regel schließlich eines der beiden Enden aus dem Knäuel los. Dadurch öffnen sie sich, während das andere Ende in der Mitte des Kernes im Knäuel verbleibt. Darauf findet eine gleichmäßige Verdickung und Verkürzung der Paare statt, wobei die frühere Schleifengestalt sich noch lange als Umbiegungsstelle kennbar machen kann. Bis unmittelbar vor dem Stadium der Diakinese können die Paare also in der Mitte des Kernes in der Form eines Sterns in Zusammenhang bleiben. Aber dann wird dieser Verband aufgehoben und legen sich die Paare der Kernwand an. Dabei können sich die beiden Chromosomen eines Paares mehr oder weniger voneinander trennen, wodurch O-förmige oder V-förmige Gebilde entstehen. Auch vermögen sie sich ganz voneinander zu trennen. In den Embryosackmutterzellen können in der Diakinese auch Tetraden auftreten.

Die heterotypen und homoiotypen Teilungen von *Spinacia* verhalten sich wie bei anderen Pflanzen. Ihr Studium regte in mir die Vorstellung an, dass die Zugfasern als solche fortbestehen, mit anderen Worten, dass sie auch im Ruhezustande der Kerne, obwohl unsichtbar, anwesend sind und dass sie also eine bleibende Ver-

bindung zwischen den Chromosomen und dem übrigen Protoplasma darstellen. Der Phragmoplast, der nach der ersten Teilung zwischen den Tochterkernen auftritt, entsteht nicht durch eine Spaltung der primär anwesenden Verbindungsfäden, sondern dadurch, dass sich das Cytoplasma aufs neue zu feinen Fäden differenziert.

Die Kernmembran ist ein Tonoplast. Nach einer Teilung schwellen kleine Vakuolen, die im Protoplasma zwischen und neben den bei den Polen der Spindel befindlichen Chromosomen liegen, an, und zwar auf Kosten des Zellsaftes anderer Vakuolen aus dem Protoplasma. Sie drängen dabei die anfänglich dicht zusammenliegenden Chromosomen auseinander und umgeben sie schließlich allseitig. Dabei erfahren die Chromosomen selbst vorläufig noch keine auffallenden Veränderungen. Auf diese Weise entsteht die Kernhöhle, die deshalb als ein Vakuolenkomplex zu betrachten ist. Das sogen. Verschwinden der Kernmembran in der Prophase einer Teilung beruht auf den umgekehrten Vorgang. Auch in den Chromosomen selbst sind Vakuolen vorhanden. Sie bedingen die Formänderungen, welche diese Körper beim Eintreten und beim Verlassen des Ruhezustandes zeigen. Im ersten Falle schwellen sie auf und verursachen dadurch, dass das Chromosom die Gestalt eines feinen Netzwerkes annimmt. In der Prophase einer Teilung werden sie kleiner, zufolgedessen das Chromosom eine mehr gedrungene Gestalt annimmt. Die Chromosomvakuolen bekommen ihren Saft hauptsächlich von den Kernvakuolen her.

Endlich beruhen auch die Umwandlung von Trophoplasma in Kinoplasma und das Entstehen der Spindel auf dem Spiel von Vakuolen. Diese werden kleiner, Längsreihen verschmelzen zu Röhren und dabei wird das Protoplasma zu Fäden differenziert.

Figurenerklärung.

Alle Figuren sind mit Hilfe eines Zeichenapparats von Zeiß nach Material von *Spinacia oleracea* L. entworfen. Wo dies nötig war, sind auch die feinsten Lininfäden, die Plasmastruktur u. s. w., mit Hilfe dieses Prismas gezeichnet. Immer wurde, was höher lag, dunkler und was tiefer gelegen war, heller ausgeführt. Bei jeder einzelnen Figur wird die Vergrößerung angegeben.

Tafel I.

Fig. 1—4 beziehen sich auf Embryosackmutterzellen, Fig. 5—13 auf Pollenmutterzellen.

Fig. 1. Nucellus einer jungen Samenanlage. Das innere Integument hat gerade angefangen, sich zu entwickeln. Die Archesporzelle hat sich in eine Wandzelle und in die Embryosackmutterzelle geteilt. In letzterer befindet sich der Kern in einem präsynaptischen Stadium. Man sieht den Nucleolus und außerdem sehr feine parallele Lininfäden, die in geringen Entfernungen durch Ansammlungen von chromatischer Substanz verbunden sind. Vergr. 500.

Fig. 2 und 3. Kerne von Embryosackmutterzellen, unmittelbar nach der Synapsis. In Fig. 2 kommen aus dem Synapsisknäuel zwei Schleifen und ein gestreckter Faden zum Vorschein; in Fig. 3 zwei dickere gestreckte Fäden und zwei kleine Schleifen. Vergr. 1500.

Fig. 4. Diakinese. Die Chromosomen eines, mit * angedeuteten, Paares haben sich voneinander getrennt. Bei *a* eine Tetrade. Vergr. 2250.

Fig. 5—13. Pollenmutterzellen in präsynaptischen Stadien. Vergr. bei allen 2250.

Fig. 5. Sehr früh präsynaptisches Stadium. Man sieht feine parallele Lininfäden, welche hier und da von chromatischer Substanz verbunden sind. Hier und da sieht man aber auch gepaarte, sich dunkel färbende Körner auf parallelen Lininfäden.

Fig. 6 und 7. Etwas spätere Stadien. In beiden zählt man 6 Bänder, offenbar aus zwei parallelen Fäden zusammengesetzt, zwischen denen Ansammlungen von Chromatin liegen. An vielen Stellen sind Spaltungen deutlich sichtbar. In Fig. 7 zeigt das Band *1—1* besonders an der rechten Seite ein deutlich gabelförmiges Ende. Ein großer und ein kleiner Nucleolus sind vorhanden.

Fig. 8. Präsynaptisches Stadium, in dem man mehrere freie Enden sieht. Es ist aber nicht mit Sicherheit möglich, gerade 12 freie Enden zu zählen, wie infolge der Anwesenheit von 6 gepaarten Chromosomen zu erwarten wäre. Die Fäden sind deutlich doppelt, da die zusammensetzenden Teile an vielen Stellen auseinanderweichen, z. B. bei *.

Fig. 9. Anfang der synaptischen Kontraktion. 6 hier und da deutlich gespaltene Bänder sind sichtbar. Die mit *1* und *2* bezeichneten sind an ihrem rechten Ende gegabelt.

Fig. 10. Die synaptische Kontraktion hat begonnen. 2 Chromosomenpaare, mit *a* und *b* bezeichnet, treten deutlich hervor und zeigen besonders auffallend ihre Doppelnatur durch gabelförmige Enden und Spaltungen.

Fig. 11. Dieser Kern zeigt die Stelle, wo der Synapsisknäuel in der Regel entsteht, nämlich zwischen Kernwand und Nucleolus.

Fig. 12 und 13 Das Synapsisstadium ist fast erreicht. Noch immer sind hier und da Spaltungen in den Fäden sichtbar, z. B. bei * in Fig. 12.

Tafel II.

Alle Figuren beziehen sich auf Pollenmutterzellen.

Fig. 1. Teil des Querschnittes einer Anthere, deren Mutterzellen sich im Synapsisstadium befinden. Die Tapetenzellen trennen sich bereits voneinander und zeigen meist zwei dicht nebeneinanderliegende Kerne. Vergr. 750.

Fig. 2. Postsynaptisches Stadium. Der Synapsisknäuel hängt deutlich mit dem Nucleolus zusammen. Ein dicker Faden tritt aus ihm heraus und zeigt eine Andeutung einer Längsspaltung. Vergr. 1500.

Fig. 3. Ein ähnliches Stadium. Aus dem Synapsisknäuel kommen 2 Schleifen und ein gestreckter Faden zum Vorschein. Letzterer zeigt wieder eine Andeutung einer Längsspaltung. Vergr. 1500.

Fig. 4. Ein etwas späteres Stadium. 3 Schleifen treten aus dem Synapsisknäuel hervor. Ebenso 2 gestreckte Fäden, die beide eine Andeutung einer Längsspaltung zeigen, während der eine außerdem bei *a* eine Umbiegungsstelle aufweist. Vergr. 1500.

Fig. 5. 1 Schleife und 4 gestreckte Fäden kommen aus dem Synapsisknäuel zum Vorschein. Die beiden Fäden links zeigen eine Krümmung. Das obere Paar zeigt ziemlich deutlich eine Doppelnatur. Auch bei den übrigen sieht man Andeutungen von Längsspaltungen. Vergr. 2250.

Fig. 6. Ein folgendes Stadium. Jetzt sind 3 Schleifen und 3 gestreckte Fäden außerhalb des Synapsisknäuels angelangt. Letztere zeigen Andeutungen von Längsspaltungen, die beiden links zeigen eine Umbiegungsstelle. Vergr. 2250.

Fig. 7. Noch späteres Stadium. 3 Schleifen mit freien Enden (*1*, *2* und *3*) und 3 noch geschlossene Schleifen (*4*, *5* und *6*). Vergr. 2250.

Fig. 8 und 9. Noch etwas weiter fortgeschrittene Stadien. Bis auf eine sind jetzt alle Schleifen geöffnet. Die Fäden werden kürzer und dicker. Vergr. 2250.

Fig. 10. Die gepaarten Chromosomen werden immer kürzer und dicker. Hier und da sind Spaltungen sichtbar. Die beiden am weitesten nach links gelegenen Enden sind deutlich doppelt. Das obere der betreffenden Paare zeigt bei * eine auffallende Biegungsstelle. Die 6 anderen Enden der Chromosomenpaare liegen noch im Synapsisknäuel, der bedeutend an Größe abgenommen hat. Vergr. 2250.

Fig. 11. Ein späteres Stadium kurz vor der Diakinese. Mehrere Paare sind der Länge nach gespalten. Bei *a* und *b* sieht man deutlich doppelte Enden. Eine auffallende Umbiegungsstelle bei *. Vergr. 2250.

Fig. 12. Ein ähnliches Stadium. Bei *a* und *b* schön gespaltene Enden. Die übrigen Paare zeigen gleichfalls in der Mitte eine Längsspaltung. So auch die beiden unteren, die durch ihre V-förmige Gestalt auffallen. Vergr. 2250.

Fig. 13. Unmittelbar vor der Diakinese. Man sieht, wie die Paare mit ihrem einen Ende in der Mitte des Kernes zusammenhängen geblieben sind. Unten haben ein O-förmiges und ein V-förmiges Paar sich frei gemacht. Die übrigen Paare sind gleichfalls der Länge nach gespalten. Das obere hat bei *a* eine Umbiegungsstelle. Vergr. 2250.

Fig. 14. Diakinese. 5 Paare haben eine V-förmige Gestalt, eins (*a*) die eines Ringes. Vergr. 2250.

Fig. 15. Diakinese. 4 Paare haben eine V-förmige Gestalt, eins liegt hinter dem Nucleolus. Das untere Paar zeigt 2 dicht nebeneinanderliegende, kurze Chromosomen. Vergr. 2250.

Fig. 16. Diakinese. Links ein Ring. Das Paar unter dem Nucleolus und das rechts oben haben eine V-förmige Gestalt. Bei * sieht man ein Paar, dessen Glieder sich ganz voneinander getrennt haben. Außerdem 2 kleine Paare. Vergr. 2250.

Fig. 17. Gleichfalls Diakinesestadium. Bei * liegen 2 Paare senkrecht aufeinander. Vergr. 2250.

Tafel III.

Fig. 1—23 beziehen sich auf die Entwickelung des Pollens.

Fig. 1. Unmittelbar nach der Diakinese. Man sieht, dass die Chromosomenpaare noch immer ihre V-förmige oder O-förmige Gestalt aufweisen. Zwischen den Paaren deutliche Vakuolen. Vergr. 2250.

Fig. 2. Kernplatte der heterotypischen Teilung. Vergr. 2250.

Fig. 3. 2 Chromosomenpaare einer ebensolchen Kernplatte der Länge nach gesehen. Bei dem von der Seite gesehenen Paare greifen die Zugfasern ungefähr in der Mitte an, infolgedessen die auseinandergehenden Chromosomen einigermaßen eine V-förmige Gestalt annehmen. Vergr. 2250.

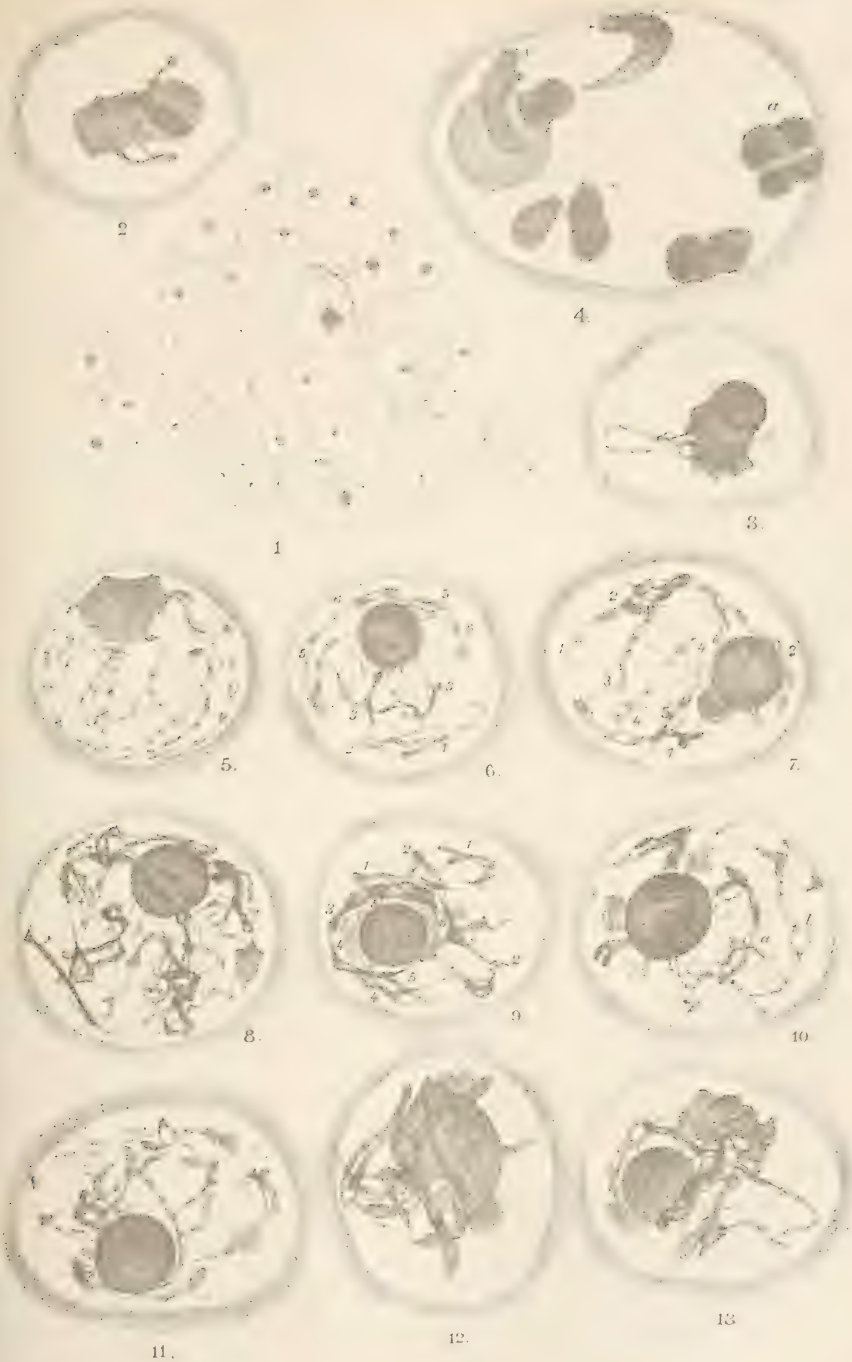
Fig. 4 und 5 zeigen je ein Chromosomenpaar, das an dem am meisten nach der Innenseite der Spindel hingelegenen Ende von den Zugfasern ergriffen und auseinandergezogen wird. Vergr. 2250.

Fig. 6. Die Chromosomen auf dem Wege nach den Polen. Am Äquator sind jetzt bedeutend weniger Längsfäden sichtbar wie bei den Polen. Nicht unwahrscheinlich ist es, dass das zur äußersten Linken gelegene Chromosomenpaar, ebenso wie in Fig. 3, in der Mitte ergriffen worden ist. Von einer Längsspaltung der Chromosomen ist noch wenig sichtbar. Vergr. 1500.

Fig. 7. Die Chromosomen sind an den Polen der Spindel angelangt. Sie zeigen jetzt alle mehr oder weniger deutlich, dass sie der Länge nach gespalten sind. Die beiden mit *a* bezeichneten haben eine V-förmige Gestalt und sind wahrscheinlich in ihrer Mitte von den Spindelfasern erfasst worden. Vergr. 1500.

Fig. 8. Bildung der Tochterkerne. Zwischen den Chromosomenpaaren treten Vakuolen auf. Das Paar bei * zeigt jetzt deutlich, dass es ein doppeltes V ist. Im Präparat lagen auffallend viele extranucleare Nucleolen. Vergr. 2250.

Fig. 9 und 10. Tochterkerne der heterotypischen Teilung, in Fig. 9 von der Seite gezeichnet, infolgedessen man einen Teil des Phragmoplasten sieht; in Fig. 10 vom Pol aus gesehen. In beiden Figuren sind 6 Paare vorhanden. Vergr. 2250.



Theo. J. Stomps del.

Tresling & Cº Lith. Amst.

Theo J. Stomps del.

Tresling & C° Lith. Amst.

1
2.
3.
4.
5.
a
a
7
8.
9
6.
10.
11.
15.
13.
12.
16
17.
14.
21.
18
20.
22.
a
19.
23.
24.

Fig. 11 und 12. Die Kernmembran verschwindet. Man bekommt den Eindruck, dass zwischen den Chromosomenpaaren sich Vakuolen befinden. Diese Paare zeigen mehr oder weniger deutlich ihre Doppelnatur. In Fig. 11 ist der Kern vom Pol aus gesehen. In Fig. 12 von der Seite. Vergr. 2250.

Fig. 13. Mutterzelle während der homoiotypischen Teilung. In der Mitte liegt ein gut entwickelter Phragmoplast. Darüber eine Kernplatte, umgeben von großen Vakuolen. Darunter eine Spindel, von der Seite gesehen. Bei letzterer fällt auf, dass einzelne Chromosomen ihre freien, nicht an den Zugfasern angehefteten, Enden zuerst auseinandergehen lassen. Vergr. 1500.

Fig. 14. Kernplatte der homoiotypischen Teilung. 2 Chromosomen scheinen eine V-förmige Gestalt zu haben. Vielleicht wird dies wenigstens bei einem dieser beiden dadurch verursacht, dass die beiden Längshälften, die in der Figur übereinanderliegen, sich nicht vollständig decken Zwischen den Chromosomen ist das Feld dunkler infolge der Anwesenheit der Spindel. Andeutungen von Spindelfasern sind in der Mitte sichtbar. Vergr. 2250.

Fig. 15 und 16. Spindeln der homoiotypischen Teilung von der Seite gesehen. Die Chromosomen zeigen 2 Längshälften und sind meistens mit ihren inneren Enden an den Zugfasern befestigt. In Fig. 16 bei * ein Chromosom, das in der Mitte erfasst wird. Vergr. 2250.

Fig. 17. Diese Figur zeigt, wie auch hier die Chromosomen sowohl an ihrem Ende wie in ihrer Mitte von den Zugfasern ergriffen werden können. Vergr. 2250.

Fig. 18. Spindel der zweiten Teilung. Die Chromosomen weichen nach den Polen auseinander. Das höchstliegende Chromosom ist in seiner Mitte von den Zugfasern erfasst worden. Dies ist besonders in der unteren Hälfte der Figur deutlich. Zwischen den zwei auseinandergehenden Chromosomenkomplexen sind jetzt wieder viel weniger Fäden sichtbar als näher bei den Polen. Es fällt auf, dass diese Spindel, mit derselben Vergrößerung (2250 ×) gezeichnet wie die Spindeln der Fig. 15 und 16, bedeutend länger ist als diese, von Pol zu Pol gerechnet.

Fig. 19. Ende der zweiten Teilung. Die Chromosomen sind bei den Polen angelangt. In der am meisten nach links hin gelegenen Gruppe zählt man deren beim ersten Anblick 7. Dies wird dadurch verursacht, dass das Chromosom bei *a* eine V-förmige Gestalt hat. Der Phragmoplast, der in Fig. 13 noch vorhanden war, ist jetzt gänzlich verschwunden. Vergr. 1500.

Fig. 20. Bildung der Tochterkerne der zweiten Teilung. Zwischen den Chromosomen treten wieder Vakuolen auf. Vergr. 2250.

Fig. 21 und 22. Weitere Stadien von Tochterkernen. In Fig. 21 sieht man noch dichte Ansammlungen von Chromatin, in Fig. 22 sind diese gestreckt und treten in ihnen Vakuolen auf. Vergr. 2250.

Fig. 23. Eine der 4 Zellen einer Pollentetrade. Die Vakuolisation der Chromosomen ist noch nicht von Bedeutung. Vergr. 2250.

Fig. 24. Reihe von doppeltkernigen Zellen aus einer Wurzel. Von unten nach oben: 2 dicht gegeneinanderliegende Kerne, 1 doppelte Spindel, 2 miteinander verschmelzende Kerne und 1 viel größerer, offenbar doppelter Kern. Vergr. 500.

Kultur und Gehirn.

Von J. H. F. Kohlbrugge.

(Schluss).

Auch hat man oft darauf hingewiesen, dass der große Redner Gambetta ein stark entwickeltes Sprachzentrum zeigte, aber auch diese Übereinstimmung könnte eine zufällige sein, denn auch bei dem französischen Mörder Vacher fand man ein ähnlich ent-

wickeltes Sprachzentrum. Bei Retzius[26]) lese ich folgendes: „Bekanntlich hat man dieser Rindenpartie (Pars opercularis superior) wegen ihrer physiologischen Dignität eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet und ihre Größe und Gestalt mit stärkerer oder schwächerer Entwickelung des Sprachorgans und der Rednergabe in Verbindung gesetzt. Nach meiner Ansicht ist man dabei zu weit gegangen, ich bin in dieser Hinsicht mit Eberstaller einverstanden. Es lassen sich aus der äußeren Gestalt und der scheinbaren Größe der Rindenpartie kaum sichere Schlüsse ziehen." Betrachten wir nun die gesamte Sprachregion nach v. Monakow[27]), dann sehen wir, dass diese nicht durch Furchen abzugrenzen ist. Gleiches gilt für die motorischen Rindenfelder, wie sie von Beevor und Horsley für Macacus sinicus gezeichnet wurden. Es fällt sehr auf, dass sogar ein so wichtiger Sulcus wie der S. centralis keine scharfe Grenze zwischen diesen Regionen bildet, und dass im Gyrus prae- und postcentralis viele individuelle Modifikationen vorkommen, die uns gewiss nicht ermutigen, die Konfiguration durch Gyri und Sulci mit psychischen Funktionen in Beziehung zu bringen. Tiegerstedt schreibt über diese Zentren: „Die zur Zeit allgemeinste Vorstellung ist wohl die, dass die Erregung dieser Rindenfelder an und für sich die entsprechenden einfachen Sinnesempfindungen hervorruft, dass also die einfachen Gesichtsempfindungen in der Sehsphäre des Hinterhauptlappens, die einfachen Gehörempfindungen in der Hörsphäre des Schläfenlappens u. s. w. entstehen. Dies kann aber nicht als wirklich nachgewiesen erachtet werden." „Nur wenn man postuliert, dass die Tätigkeit jedes noch so kleinen Teiles der Großhirnrinde bewusste Vorgänge hervorbringen soll, kann man also sagen, dass die einfachste Gesichtsempfindung durch die Erregung des optischen Rindenfeldes hervorgerufen wird. Dieses ist aber nur ein unbewiesenes Postulat"[28]).

Damit können wir wohl von diesen Zentren einstweilen für Intelligenzfragen absehen.

Eine andere Frage ist: ob innerhalb einer Rasse die höhere geistige Veranlagung oder geistige Ausbildung auch ein plus an Gehirnsubstanz erfordert.

Beyerthal, Lomer, Galton und Venn, Vaschide und Pelletier, Matiegka glauben den Beweis erbracht zu haben, dass die besseren Schüler oder Studenten einen größeren Schädel haben als die anderen. Da gegenteilige Beobachtungen nicht vorliegen, muss man annehmen, dass sie richtig beobachtet haben. Ich nehme darum an, dass ein Gehirn, welches frühzeitig durch fleißiges Lernen

26) Retzius, Das Menschenhirn. Stockholm 1896, S. 112.
27) Tigerstedt. Siehe unten S. 401.
28) Lehrbuch der Physiologie. 3. Aufl., Bd. II, S. 396. Leipzig 1905.

sehr angestrengt wird, hypertrophisch wird. Ich benutze absichtlich diesen Ausdruck, der an die Pathologie erinnert, weil Galton und Venn fanden, dass die schlechtesten Schüler physisch am besten bestellt waren, so dass manch einer wohl ganz zufrieden damit gewesen sein mag, dass er zu den Durchgefallenen gehörte[29]). Denn es sind Examina doch keine Intellektmesser! Ich besaß früher ein Verzeichnis bedeutender deutscher Gelehrten, die recht schlechte Schüler gewesen waren, vielleicht ist einer meiner Leser in der Lage, mir das Verlorene zurückzubesorgen. Ein guter Schüler ist eine gute Reproduktionsmaschine; die so schwer zu erlernende chinesische Schrift mit ihren Tausenden Zeichen wird auch wohl das Gehirn der Chinesen ausdehnen, wenn sie die Zeichen kennen und die vielen Suren des Koran, die der Araber lernen muss, mögen gleiches hervorbringen. Mir ist längst aufgefallen, dass die japanischen Forscher für das Gehirn ihrer Landsleute immer höhere Mittel angeben[30]) und mag dies auch dem stets kräftiger sich entfaltenden Schulwesen zuzuschreiben sein. Es ist auch gewiss beachtenswert, dass gleiche Zunahme sich für die Gewichtsbestimmungen in Europa ergibt, Russen und Böhmen zeigen jetzt weit höhere Mittel als früher[31]), alle neueren Angaben übertreffen die der Vierordt'schen Tabelle. Ich sehe darin einen neuen Beitrag zur Schulüberbürdungsfrage[32]). Es wäre recht interessant festzustellen, ob die Bewohner der Philippinen, die jetzt von den Amerikanern so energisch dressiert werden, nach einiger Zeit nicht gleiche Zunahme des Schädelumfanges zeigen werden. Darum braucht ihr Intellekt aber noch nicht zuzunehmen. Wie wenig Bedeutung erlangen oft die vortrefflichen Schüler in der Gesellschaft, wie häufig werden sie nicht von den anderen überflügelt. Wie manche ungelehrte Frau zeigt mehr Intellekt als ihr hochgelehrter Mann. Ähnliche Beobachtungen liegen für die verschiedenen Stände vor. Die höher gebildeten, sich mehr geistig beschäftigenden sollen einen größeren Kopf haben (Pfitzner, da Costa Ferreira, Beddoe, Parchappe, Broca, Matiegka). Ich schreibe dies derselben Ursache zu, bestreite aber, dass sie darum mehr Intellekt besitzen.

---

29) Buschan bringt die Zunahme des Gehirns durch Kultur auch gleich in Parallele zur Zunahme der Geisteskrankheiten. Correspondenz-Blatt deutsch. anthrop. Gesellsch. Nr. 10, 11, 12. 1904.

30) 1874 war es 1337 g (Dolnitz), 1881 aber 1356 g (Taguchi) und 1903 schon 1367 g (Taguchi).

31) Während das Mittel für Europa früher 1360 g war, gilt heute für Russen 1412 g (früher 1328, 1346 g); Schweden 1409 g, Böhmen 1441 g, Hessen 1400 g, Letten 1403 g.

32) Matiegka und Topinard geben zu, dass ein Gehirn an Gewicht zunehmen könne durch Übung, Bildung, Erziehung.

Oft hat man auch die Gehirngewichte der berühmten Männer zusammengestellt und als man fand, dass deren Mittel das der Durchschnittsmenschen übertraf, galt dies für einen kräftigen Beweis, dass Zunahme an Intellekt und Gewicht gleichzeitig geschieht. Dieser Schluss erscheint mir noch recht voreilig.

Wenn einer gesteigerten funktionellen Inanspruchnahme eines Organs stets eine entsprechende Superiorität in der morphologischen Ausbildung und in der physiologischen Wirkung parallel gehen muss, dann sollte auch die schwere massal-entwickelte Hand eines Schmiedes geschickter sein als die zart-leichte Hand einer Stickerin. Es liegt doch mehr auf der Hand, bei Verschiedenheiten in psychischer Entwickelung an die Unterschiede in Qualität als an das Quantum zu denken oder wie Weinberg sich ausdrückt: es blieb bei den getäuschten Erwartungen „der Trost, dass Taschenchronometer oft genug feiner arbeiten als große Turmuhren". Was das Genie zum Genie macht, ist nach meinem Dafürhalten der feinere Bau. Wenn auch die Masse zunahm, ist dies, wie bei dem Schmiede, nur der Unmasse Arbeit zuzuschreiben, die berühmte Männer meist leisten mussten, um berühmt zu werden. Nun hat Spitzka für 105 berühmte Männer ein mittleres Hirngewicht von 1473 g berechnet. Von diesen stehen aber 28 unter dem bekannten europäischen Mittel von 1360 g. Wie wir aber oben gesehen haben, wird das Mittel in neueren Arbeiten weit höher angegeben, teils vielleicht weil die Überkultur Hypertrophie verursachte, teils weil man jetzt über Leichen verfügen kann, die besser genährt sind als die, welche früher vorlagen. Hessen, Russen, Böhmen stiegen dadurch schon über 1400 g und dann stehen 41 berühmte Männer unter diesem Mittel. Nehmen wir nur die Böhmen mit 1441 g, dann stehen 55 oder mehr als die Hälfte unter diesem Durchschnitt, das doch auf 376 Wägungen beruht. Nach den Böhmen zu urteilen würden die berühmten Männer also durchschnittlich nur ein 32 g schwereres Gehirn haben als Durchschnittsmenschen. Oder alle Böhmen haben das Zeug berühmte Männer zu werden. Verteilt man die berühmten Männer nach den Nationen, dann stehen die Deutschen mit 1439 g ganz unten[33]), ja es erreicht das deutsche Genie nicht einmal den böhmischen Dutzendmenschen.

Da weiter Matiegka[34]) nachgewiesen hat, dass hoher Wuchs, starker Knochenbau, gute Ernährung, mächtige Muskulatur Einfluss auf das Gehirngewicht ausüben, so haben die Zusammenstellungen Spitzka's keinen Wert, bis man auch diese Faktoren für berühmte Männer in Rechnung gezogen hat. So fand Matiegka:

33) Amerikaner 1519 g, Engländer und Schotten 1481 g, Franzosen 1456 g, Deutsche und Österreicher 1439 g.

34) Polit. anthr. Revue, Jahrg. III, H. 1. Anat. Hefte, Bd. 23, H. 73. 1904.

bei hohem Wuchs . . . . . 1486 g
und bei gleichzeitigem starken Knochenbau 1498 g
und bei gleichzeitig guter Ernährung . . 1511 g
und bei gleichzeitig mächtiger Muskulatur 1591 g,

alle diese erheben sich demnach schon über das Mittel der berühmten Männer. Abgesehen davon erreichen die eine höhere Intelligenz (Hochschulstudium) erfordernden Berufsarten (Studierende, Beamte, Ärzte) mit meist schwacher Muskulatur aber besserer Ernährung in Böhmen ein mittleres Gehirngewicht von 1500 g, übertreffen also abermals die berühmten Männer. Zur Erklärung des Genies können wir also das Gehirngewicht entbehren. Ihrer Gesellschaftsklasse nach haben die hervorragenden Männer also gar kein besonders schweres Gehirn. Oder es stehen die Böhmen kulturell über alle zivilisierten Völker. Daraus ergibt sich auch schon, dass man die berühmten Männer nicht einfach mit Parisern vergleichen darf, wie durch Manouvrier geschah. Der Pariser ist sogar für Frankreich nicht maßgesend. Jeder berühmte Franzose soll nur mit dem Durchschnitte seines Departements verglichen werden.

Die berühmten Männer behielten also nur so lange ihren Vorsprung, als man vergaß, dass die gute Ernährung großen Einfluss auf das Gehirngewicht hat und sie deshalb mit dem gewöhnlichen Krankenhausmaterial verglich. Auf die Frage, ob das Gehirn mit dem Alter an Gewicht verliert, will ich nur mit einigen Worten eingehen. Der eine nimmt es an (Matiegka), der andere verwirft es (Weigner). Direkt nachweisen lässt sich das natürlich nicht. Gehirnsubstanz könnte schwinden auch ohne Gewichtsabnahme, da Bindegewebe an seine Stelle tritt. So ist auch merkwürdig, dass nach Matiegka irre Greise ein schwereres Gehirn haben als irre Männer und fragt sich, ob nicht auch gleiches für hervorragende Männer gilt. Topinard glaubt, dass die unermüdliche Hirnarbeit der Gelehrten eine Hypertrophie des Gehirns hervorruft, und dass diese das Leben verlängert Auch von anderer Seite kam man zu dem Schluss, dass, um alt zu werden, man 1. erblich veranlagt sein muss, 2. sein ganzes Leben angestrengt gearbeitet haben soll. Unwahrscheinlich klingt dies nicht, wenn man für die angestrengte Arbeit die Jugendzeit ausschliesst[35]).

Weiter haben wir zu beachten, dass so manche große Gehirne berühmter Männer dadurch erklärt wurden, dass sie in der Jugendzeit am Wasserkopf litten (Cuvier, Turgenjew, Helmholtz, Guido Gezelle, Richard Wagner). Auch Rachitis kann nach

35) Wenn das durch Übung vergrößerte Gehirn das Leben verlängern mag, so kann anderseits ein angeboren schweres Gehirn vielleicht das Leben verkürzen, warum man bei Greisen häufig leichte Gehirne findet. Mit Sicherheit daraus auf Atrophie schließen kann man nicht.

Virchow sehr schwere Gehirne verursachen durch eine interstitielle Hyperplasie eine Vermehrung der Neuroglia. Auch Marchand ist geneigt, um sehr große Gehirne als pathologische Erscheinungen aufzufassen. So kommen wir zu den Irren, denen das Genie ja verwandt sein soll. Auch bei diesen wurden häufig sehr schwere Gehirne gefunden; ob im Durchschnitt das Gehirn der Irren leichter oder schwerer ist als das der Erwachsenen, darüber sind die Autoren lange nicht einig. Sie können sich auch nicht einigen bis festgestellt ist, welches das mittlere Gehirngewicht z. B. jeder deutschen Volksgruppe, jedes Standes innerhalb dieser Gruppe ist, und die Irren in gleicher Weise verteilt wurden.

Dass der berühmte Mann sich durch seine Gehirnwindungen vom Durchschnittsmenschen unterscheidet, hat bisher noch niemand nachgewiesen, das vorliegende geringe Material berechtigt zu keinen Schlüssen.

Ganz unerlaubt ist es aber, von pathologischen Zuständen auf normale zu schließen und z. B. anzunehmen, dass wenn Irre, Idiote u. s. w. vielleicht ein leichteres Gehirn oder einen einfacheren Windungstypus haben, auch die ab- oder zunehmende Intelligenz bei Gesunden solche Abstufungen ergeben müsse. Matiegka schrieb bereits „ebensowenig wie es unmöglich ist, aus pathologischen Befunden an anderen Organen auf den Stand und das Maß der Funktionsfähigkeit der gesunden Organe zu schließen“. Die Idioten lehren uns also gar nichts für den gesunden Menschen, sie immer heranzuziehen ist ebenso unrichtig als sie, wie früher oft geschah, als Zwischenform zwischen Affen und Menschen zu beschreiben. —

Besonders Näcke hat in letzter Zeit versucht nachzuweisen, dass „gewisse Bildungen bei den Paralytikern häufiger auftreten,“ „gewisse andere sich nur bei Paralytikern zeigen“. Es sollen also große Quantitätsunterschiede vorliegen.

Dabei teilt Näcke mit, dass er sein sehr großes Material paralytischer Gehirne mit 60 Hemisphären normaler Menschen verglichen habe, bringt dann aber nur Zahlen für 40 Variationen, von denen manche noch mit einem Fragezeichen versehen sind. Er bezweifelt überhaupt selbst die Richtigkeit seiner Zahlen, weil die Untersuchung zu verschiedenen Zeiten stattfand und seine Auffassungen sich änderten. Sie sind also nur annähernd richtig und dann sind die Unterschiede, die zum Teil auch durch das für seltenere Variationen zu kleine Material bedingt werden, viel zu gering, um Schlüsse daraus zu ziehen. Ich habe an anderem Orte mit einem frappanten Beispiel gezeigt, dass man für die selteneren Variationen über ein sehr großes Material verfügen muss, um Fehlschlüsse zu vermeiden. Schließlich, weil ihm doch auffiel, dass die Unterschiede so gering seien, nahm er an, dass seine normalen wohl nicht ganz normal gewesen seien. Wenn vor

irgendeiner Untersuchung jemand den Gedanken geäußert hätte, dass vermutlich bei Paralytikern oder anderen Irren sich solche Quantitätsunterschiede zeigen könnten, dann würde ich ihm geantwortet haben: „Es mag sein, dass Sie recht haben, die Untersuchung muss es ausweisen.“ Untersuchungen, wie die von Näcke angestellten, beweisen aber überhaupt nichts. Bevor man beschreibt, wie ein krankhaftes Organ aussieht, soll man erst ganz genau wissen, wie das gesunde aussieht, davon weiß Näcke aber nichts, das will ich beweisen.

Wir haben oben gesehen, dass verschiedene Autoren innerhalb derselben Rasse Gehirnunterschiede annehmen nach der Intelligenz.

Dass andere gleiche Unterschiede fordern nach der Rasse.

Dass innerhalb der großen Rassengruppen sich leicht- und schwerhirnige Untergruppen zeigen.

Weiter nehmen bekanntlich viele innerhalb Deutschlands zwei sehr verschiedene Rassen an.

Bei diesen Unterschieden achtete man bisher meist nur auf Kopfumfang, Gehirngewicht u. s. w.

Festzustellen wäre, ob mit den genannten Unterschieden nicht auch solche der Konfiguration korrespondieren. Diejenigen, welche annehmen, dass Karplus bewiesen hat, dass die Form der Furchen erblich ist, müssen a priori annehmen, dass sogar die verschiedenen Geschlechter Unterschiede zeigen.

Es wäre also an einem großen Material festzustellen:

1. Wie das Gehirn des Deutschen überhaupt aussieht, also in bezug auf die Frequenz der bekannten Variationen. Niemand weiß es.

2. Ob die einzelnen Unterabteilungen des deutschen Volkes gleiche Frequenzzahlen zeigen.

3. Ob verschiedene Intelligenz oder verschiedene Ausbildung (Stände) andere Formen mit sich bringt.

Hat man dies festgestellt, dann muss man seine Paralytiker in dieselben Gruppen einteilen. Nur wenn sich herausgestellt hat, dass Unterschiede zwischen Gesunden nicht vorliegen, kann man die Gruppeneinteilung auch bei Kranken fortlassen. Dann wird Näckes Material erst wertvoll. Bisher ist aber noch nicht der bescheidenste Anfang gemacht worden, um die Frequenz der Variationen bei Deutschen (diese im großen Durchschnitt genommen) zu berechnen.

Für andere Völker sind wir schon viel weiter. Vergleichungen darf sich einstweilen nur der erlauben, der annimmt, dass die Rassen keine Unterschiede in der Konfiguration zeigen. Dann kann er auf Grund des von Retzius, Weinberg, Sergi und mir herbeigeschafften Materials untersuchen, ob die von Näcke beschriebenen Paralytiker von normalen abweichen. Den deutschen

Paralytiker kennen wir durch Näcke, den normalen deutschen aber nicht.

Ein positives Resultat würde mich freuen, ganz wie ich mein eigenes negatives an Rassenhirnen bedauerte. Ich führe wirklich keine prinzipielle Opposition, wie ich in meinen beiden Gehirnbüchern ausführlich gezeigt habe[36]). Ich führe nur Opposition gegen diejenigen, welche beeinflusst durch ein der Evolutionslehre entlehntes unberechtigtes Prinzip, das Resultat vorwegnehmen und eben weil sie überzeugt sind, dass die Resultate positive sein müssen, aus ganz ungenügenden Vergleichungen positive Schlüsse ziehen. Alle Wägungen und Beschreibungen der Gehirne berühmter Männer und geisteskranker Patienten, die Betrachtungen über Vererbbarkeit der Furchen müssen resultatlos bleiben, solange man nicht festgestellt hat, wie das normale Gehirn in den verschiedenen Gegenden aussieht und wieviel es wiegt.

Gehirnlaboratorien werden jetzt an verschiedenen Orten gegründet, aber sie beschäftigen sich mit vergleichender Anatomie und Embryologie und leider nicht mit den hier vorliegenden Fragen.

Um Resultate zu erreichen ist weiter Zusammenschluss nötig; nichts wird erreicht, wenn jeder seinen eigenen Weg geht. Was für das Rassenhirn, sei es denn auch in negativem Sinne, erreicht wurde, ist nur dem Zusammenschluss zu danken, indem ich Ziehen, Retzius und Weinberg folgte und Sergi[37]) sich wieder an meine Arbeiten anschloss. Vielleicht würde hier ein internationales Übereinkommen nützlich wirken. Dass mein Postulat nicht schon längst erfüllt ist, „ist wohl aus der geringen Neigung unserer opportunistisch denkenden Zeit zu verstehen, Probleme ernstlich in Angriff zu nehmen, die nur in langer, mühseliger, technisch schwieriger, wenn auch längst durchführbarer Arbeit zu lösen sind“ (Knauer[38])).

Oswald Richter, Die Ernährung der Algen.

(Monographien und Abhandlungen zur internationalen Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, Bd. 2.) Leipzig 1911, Verlag von Dr. Werner Klinkhardt.

Der durch seine gelungenen Diatomeenreinkulturen bekannte Verfasser gibt hier einen Überblick über die von ihm und anderen bei Ernährungsversuchen an Algen gemachten Erfahrungen, soweit sie auf exakter Grundlage beruhen. Berücksichtigung finden dementsprechend fast nur die mit absoluten, also bakterienfreien Reinkulturen

36) Die Gehirnfurchen der Javanen. Eine vergleichend anatomische Studie. Konink. Akademie. Amsterdam D. XII, Nr. 4, 1906. — Die Gehirnfurchen malaischer Völker verglichen mit denen der Australier und Europäer. Wie oben D. XV, Nr. 1, 1909.

37) Sergi, S. Cerebra Hererica. Schultze, Forschungsreise im westlichen und zentralen Südafrika. Jena 1909.

38) Archiv f. Rassen- und Gesellschaftsbiologie 1910. S. 762.

oder doch mit speziesreinem Material gewonnenen Resultate. Hiermit ist der biologischen Exaktheit genügt. Die chemische Exaktheit verlangt dann noch Nährlösungen bekannter Zusammensetzung mit absolut reinen Stoffen. Auch auf diese Forderung wird wiederholt hingewiesen. Entsprechend der so gestellten Aufgabe wird man Erörterungen ökologischer Natur, die also auf die Verknüpfung von Ernährung und Vorkommen hindeuten, nur in geringem Maße erwarten dürfen.

Das gesamte Tatsachenmaterial wird in der Weise vorgeführt, dass die einzelnen, für die Ernährung in Betracht kommenden Stoffe nach Elementen übersichtlich angeordnet, besprochen werden. In den einzelnen so geschaffenen Abschnitten wird die Form und Konzentration, in der die Stoffe geboten werden müssen, ihre eventuelle Vertretbarkeit durch Verbindungen nahe verwandter Elemente und ihre voraussichtliche physiologische Aufgabe eingehend erörtert.

Von den „mineralischen" Nährstoffen erweisen sich, ebenso wie bei Pilzen und Bakterien, K, Mg, S, P und vielleicht Fe als notwendig. Zuweilen wird, so wie bei höheren Pflanzen, auch Ca gebraucht. Die Diatomeen nehmen insoferne eine Sonderstellung ein, als sie Si verlangen und die allein darauf geprüften Meeresformen auch Na. Eine an den letzterwähnten Befund geknüpfte Hypothese Richter's, wonach in der Diatomeenschale eine Na-Si-Verbindung vorhanden sein soll, wird mindestens durch den Nachweis zu stützen sein, dass auch die Süßwasserdiatomeen Na brauchen.

Keiner der erwähnten notwendigen Stoffe ist ganz und gar durch einen ähnlichen ersetzbar. Wohl aber kann zuweilen die für eine bestimmte Vermehrung notwendige Menge durch Hinzufügen eines nahe verwandten Elements herabgedrückt werden.

Bei der Besprechung der Bedeutung von Bikarbonaten vermisst man die Erwähnung der neueren Literatur[1]). Der Verfasser hätte in den dort berücksichtigten physikalisch-chemischen Verhältnissen die Erklärung dafür gefunden, warum gewisse Algen $CaCO_3$ auf ihrer Oberfläche abscheiden. Freilich ist die Frage auch heute noch nicht ganz gelöst, aber zweifellos ist sie nicht nebenher abzutun. Vielmehr scheint sie von einschneidenster Bedeutung für das Verständnis des Assimilationsvorganges zu sein.

Die Ansicht Richter's (S. 88), dass „Narkotika" (Laboratoriumsluft) die Lichtempfindlichkeit steigern, ist durch Guttenberg widerlegt. Sie hätte daher wohl fortbleiben können. Auch sonst ist leider das Buch ziemlich reich an Flüchtigkeiten, die z. T. den Sinn ganz unauffindbar machen, so z. B. die Wiedergabe der Klebs'schen Resultate auf S. 28. Ebenso ist die Tabelle und die Einrichtung der Kontrollen auf S. 33 unklar; desgleichen die Züchtung farbloser Euglenen auf S. 34. Auf S. 45 begreift man nicht, wie

1) Nathansohn, Ber. d. K. S. Ges. d. Wiss. 59, 1907; Angelstein, Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1910; Stoklasa u. Zdobnický, Biochem. Ztschr., 30, 1911.

eine Gewinnung von O_2 durch Veratmung organischer Stoffe bei O_2-Not möglich sein soll. Es handelt sich um intramolekulare Atmung. Auf S. 49 wäre bei den Versuchen über die Unmöglichkeit der Anaërobiose von Diatomeen die Zusammensetzung des Nährbodens (Anwesenheit von vergärbaren Stoffen?) notwendig gewesen. So ließe sich noch mehreres, hauptsächlich am Ausdruck und an zahlreichen Schreib- oder Druckfehlern aussetzen, welch' letztere z. T. nur am Schlusse berichtigt werden.

Der Referent will aber die Aussetzungen nicht zu sehr in den Vordergrund rücken, damit es nicht aussehe, als unterschätze er den Nutzen, den das Buch zu bringen imstande ist. Er wird hauptsächlich in der Ergänzung des bei Czapek und Oltmanns zu findenden Materials bis auf die neueste Zeit liegen. Hierbei nehmen die Arbeiten des Verfassers naturgemäß einen breiten Raum ein und sind durch zahlreiche Abbildungen veranschaulicht. Auch sonst dürfte die lebensvolle Art der Darstellung anregend wirken und auch den Forschern auf den Nachbargebieten viel bieten. Dazu wird sicher auch beitragen, dass Richter sich bei der Festlegung der Grenzen des zu Besprechenden nicht allzu scharf an den Titel hielt. Der Anhang mit den Angaben über Temperatur- und Beleuchtungsverhältnisse sowie über Kulturmethoden werden manchem erwünscht sein. Auch die eigentlich kaum mehr zum Thema gehörige Besprechung der Giftwirkungen ist nützlich. Nur sollte das veraltete Wort Oligodynamie fallen. Was aber sollen die Narkosewirkungen in diesem Buche?

Die anregende Wirkung des Buches würde noch höher sein, wenn nicht die Art des Formats (Großquart!) und die mit entsprechendem Preise (12 Mk.) verknüpfte luxuriöse Ausstattung die Verbreitung zu vermindern geeignet wären. Wer aber das Buch zur Verfügung hat und es zu gebrauchen versteht, kann großen Nutzen daraus ziehen. **Ernst G. Pringsheim, Halle a. S.**

Die Pithecanthropusschichten auf Java.

Geologische und paläontologische Ergebnisse der Trinil-Expedition (1907 und 1908). Ausgeführt mit Unterstützung der akademischen Jubiläumsstiftung der Stadt Berlin und der k. bayer. Akademie der Wissenschaften. Herausgeg. von M. Lenore Selenka (München) und Prof. Max Blankenhorn (Berlin) unter Mitarbeit zahlreicher Fachgelehrter. Mit 32 Tafeln und zahlreichen Textabbildungen. 4°, XLII und 268 Seiten. 1911. Leipzig. Wilhelm Engelmann.

Frau Lenore Selenka, die Witwe des bekannten Zoologen und früheren Mitherausgebers dieses Blattes, hat in den Jahren 1907 und 1908 Ausgrabungen an der Fundstätte des *Pithecanthropus erectus* Dubois veranstaltet, über deren Ergebnisse der vorliegende Band berichtet. In einer Einleitung (XXIV Seiten) erzählt Frau Selenka die Geschichte der Expedition, dann geben die Herren Oppenoorth, Carthaus und Dozy Nachrichten über den Betrieb der Ausgrabungen. Es folgen dann eine Reihe von Einzelabhandlungen geologischen und paläontologischen Inhalts über die reichen Befunde

an Fossilien aller Art und die aufgefundenen Spuren möglicherweise menschlicher Tätigkeit in den untersuchten Schichten von Trinil. Den Beschluss macht eine Abhandlung des Herrn Blankenhorn: Allgemeine Betrachtungen über die wissenschaftlichen Ergebnisse der Selenka-Trinil-Expedition.

Zweck der Expedition war die genaue Durchforschung der Schichten in der Nähe des Ortes Trinil auf Java, in denen Herr Dubois seinen berühmt gewordenen Schädel und Oberschenkel des *Pithecanthropus erectus* gefunden hatte. Für die Bewertung des Dubois'schen Fundes war es besonders wichtig, das geologische Alter der Fundschicht möglichst genau zu bestimmen. Daneben aber sollten die Fossilien der Fundstelle sorgfältig gesammelt werden und alles geschehen, was zur Aufklärung über die Bedeutung jenes Fundes beitragen konnte. Mit bewundernswerter Umsicht und seltener Ausdauer hat Frau Selenka, unterstützt durch ihre Mitarbeiter und durch die javanische Regierung in zwei Ausgrabungskampagnen ein reichliches Material zur Beantwortung jener wichtigen Fragen zusammengebracht. Die gefundenen Fossilien wurden der Sammlung des Berliner naturhistorischen Museums und der kgl. Akademie zu München zugeführt; die wissenschaftliche Bearbeitung des Materials ist in dem vorliegenden, glänzend ausgestatteten Bande niedergelegt. Teile, die zu dem von Dubois aufgefundenen Skelett gehören könnten, wurden nicht gefunden. Das Vorkommen des isolierten Schenkels und Schädels erklärt sich, wenn man annimmt (was sehr wahrscheinlich ist), dass es sich um eine durch Anschwemmung entstandene Lagerstätte handelt. Ein fossiler Zahn, den Herr Walkhoff auf Grund genauer Untersuchung für einen menschlichen erklärt, sowie einige Funde möglicher menschlicher Tätigkeit lassen es wahrscheinlich erscheinen, dass gleichzeitig mit dem *Pithecanthropus* auch schon der Mensch auf Java gelebt habe. Die Schichten sind sehr reich an fossilen Knochen und pflanzlichen Restenaller Art. Soviel sich aus den Befunden schließen lässt, dürfen die Schichten als eine Mittelstufe zwischen Pliocän und Diluvium angesprochen werden. Sie sind wahrscheinlich an ihre jetzige Lagerstelle durch Schlammströmungen zusammen mit vulkanischem Material angeschwemmt und dort in den Schlamm eingebettet worden. Daraus würde sich der relative Reichtum an großenteils verletzten Bruchstücken der verschiedensten Lebeformen und der Mangel ganzer zusammengehöriger Reste der gleichen Art erklären. Auffällig ist besonders die völlige Übereinstimmung der fossilen Flora jener Schichten mit der Jetztwelt im diametralen Gegensatz zu dem auffälligen Unterschied der fossilen Säugetierfauna, welche mit allen ihren Arten von der heutigen abweicht. Am besten erklärt sich das Verhältnis durch die Annahme, dass es sich um ein sehr frühdiluviales oder sehr spätpliocänes Alter handle, d. h. um die Wende von Tertiär und Quartär oder um die große Pluvialzeit, welche dieser Epoche angehört. P.

Die schädlichen Insekten der Land- und Forstwirtschaft, ihre Lebensweise und Bekämpfung.

Praktisches Handbuch für Ackerbautreibende, Gärtner u. Forstwirte, von V. Ferrant, Konservator am Naturhist. Museum zu Luxemburg. Mit 364 Originaltextabbildungen. Luxemburg, 1908—1911. 5 Liefer. 8°, 640 S.

Endlich liegt diese Arbeit fertig vor, welche in systematischer Reihenfolge die land- und forstwirtschaftlich schädlichen Insekten Luxemburgs und Mitteldeutschlands behandelt. Es ist ein Nachschlagebuch für jeden, der sich für die praktische Entomologie auf dem genannten Gebiete interessiert. Für die Systematik wurden, soweit es der Zweck des Buches gestattete, die neueren Einteilungen benutzt. In ökologischer Beziehung sind nicht nur die besten neueren Literaturangaben verwertet, sondern auch manche eigene Erfahrungen des Verf. als Phytopathologen der Ackerbauverwaltung des Großherzogtums Luxemburg aufgenommen worden. Besondere Anerkennung verdienen die zahlreichen Textabbildungen, die zum allergrößten Teile vom Verf. nach der Natur vortrefflich gezeichnet wurden und auch in der zinkographischen Reproduktion mit wenigen Ausnahmen gut wiedergegeben sind. Wenn M. Schwartz in der Allgem. Ztschr. f. Entomologie Bd. VII (1911), Heft 1, S. 34 die Abbildungen nicht lobenswert findet, so kann sich dies wohl nur auf einige aus anderen Autoren wiedergegebene Abbildungen in der ersten Lieferung beziehen, welche dem Rezensenten damals allein vorlag. Das vorliegende Buch von Ferrant kann auch dem fachwissenschaftlichen Zoologen viel Interessantes bieten wegen seiner eingehenden Behandlung der Ökologie der Insekten. Die Verzeichnisse am Schlusse des Buches erleichtern den Gebrauch desselben wesentlich.

Valkenburg, Holland. **E. Wasmann S. J.**

Erklärung.

Herr Prof. W. Branca hat in seiner Schrift „Der Stand unserer Kenntnisse vom fossilen Menschen" (1910) in einer „Richtigstellung" (S. 80—83) sich dahin ausgesprochen, er sei infolge eines missverständlichen Zitates aus seinem Berliner Vortrag „Der fossile Mensch" (1901) in der 2. Aufl. meines Buches „Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie" (1904) als Zeuge für die ahnenlose Schöpfung des Menschen angeführt worden. Demgegenüber sehe ich mich zu folgender Erklärung veranlasst: 1. Dass ich Branca's Worte stets nur in jenem Sinne zitiert habe, in welchem er sie selber gebraucht hat, nämlich dafür, dass tertiäre tierische Ahnen des Menschen bisher unbekannt seien. 2. Dass auch mein betreffendes Zitat in der 2. Aufl. von „Biologie und Entwicklungstheorie" im Zusammenhange nur diesen Sinn hatte und haben konnte. 3. Dass, soweit mir bekannt, Branca auf Grund dieses Zitates auch von anderer „ultramontaner Seite" nur als Zeuge für das Fehlen paläontologischer Beweise der Tierabstammung des Menschen zitiert worden ist, nicht aber für eine „direkte Schöpfung des Menschen aus dem Nichts."

Des Näheren verweise ich auf meine eingehende Richtigstellung in der soeben erschienenen Schrift „Professor Branca über den fossilen Menschen" (Sonderabdr. aus „Stimmen aus Maria-Laach" 1911, Heft 2 u. 3), S. 193 ff.)

Valkenburg (Holland). ***E. Wasmann S. J.***

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. **1. Juni 1911.** **№ 11.**

Inhalt: **Janicki**, Zur Kenntnis des Parabasalapparates bei parasitischen Flagellaten. — **Greppin**, Naturwissenschaftliche Betrachtungen über die geistigen Fähigkeiten des Menschen und der Tiere. — Przibram, Experimentalzoologie.

Zur Kenntnis des Parabasalapparats bei parasitischen Flagellaten.

Von **C. Janicki.**

(Istituto di Anatomia Comparata della R. Università di Roma.)

Als Parabasalapparat bezeichne ich ein zuerst von Grassi bei *Joenia annectens* unter dem Namen Collare beschriebenes Organell, welches nach Untersuchungen von Grassi, A. Foà sowie den meinigen bei parasitischen Flagellaten weite Verbreitung und recht mannigfache Ausbildung findet. Die Berechtigung eines neuen Namens ist darin gegeben, dass der Terminus Collare bereits für den membranösen Kragen der Choanoflagellaten vergeben ist und regelmäßig in diesem Sinne verwendet wird (vgl. u. a. Doflein's Lehrbuch p. 401). Es mögen hier z. T. neue, z. T. in einem vorläufigen Bericht kurz beschriebene parasitische Flagellaten in bezug auf das in Rede stehende Organell untersucht werden, welcher Gegenstand in einer späteren Publikation ausführlicher behandelt werden soll. Das von mir studierte Material stammt aus *Calotermes castaneus* Burm. in Honolulu, mitgebracht und z. T. präpariert von Prof. F. Silvestri, sowie aus *C.* (*Cryptotermes*) *Grassii* in Iquique (Chile), zugesandt von Prof. De Vescovi und präpariert von Frl. A. Foà. Das wertvolle Material ist mir in liebenswürdiger Weise von Herrn Prof. Grassi anvertraut worden, weil Frl. A. Foà, mit Phylloxerastudien beschäftigt, nicht in der Lage

war, die schönen von ihr entdeckten und vorläufig gut beschriebenen Formen weiter zu untersuchen.

Bei *Devescovina striata* A. Foà, var. *hawaiensis mihi* beobachten wir einen langen Schlauch von auf der ganzen Länge gleichbleibendem rundlichen Querschnitt, einen Schlauch, welcher vom apikalen Pol des langgestreckten Kernes, an dessen deutliche Kernmembran angeschmiegt, nach hinten zieht und hier um den an den Kern sich anschließenden Teil des Achsenstabs in 2 bis 8 Spiralgängen sich herumwindet (Fig. 1). Vom apikalen Ende des Schlauches entspringt ein feiner Faden, welcher nach kurzem Verlauf in der Richtung nach vorn mit dem deutlichen Blepharoplasten unseres Tieres in Verbindung tritt. Vom Blepharoplasten aus zieht ein anderer Faden nach hinten und verliert sich an der Oberfläche der Kernmembran, ohne dass es möglich wäre zu entscheiden, ob auch dieser Faden mit dem geschilderten Schlauch in Beziehung steht. Ich betrachte den letztgenannten Faden zurzeit als einen Suspensorialfaden des Kernes, als eine Bildung sui generis. Den in Rede stehenden Schlauch mitsamt dem an den Blepharoplasten sich anschließenden Faden bezeichne ich als Parabasalapparat, und zwar den Schlauch selbst als das Parabasale resp. Parabasalkörper, den Faden — als Parabasalfaden.

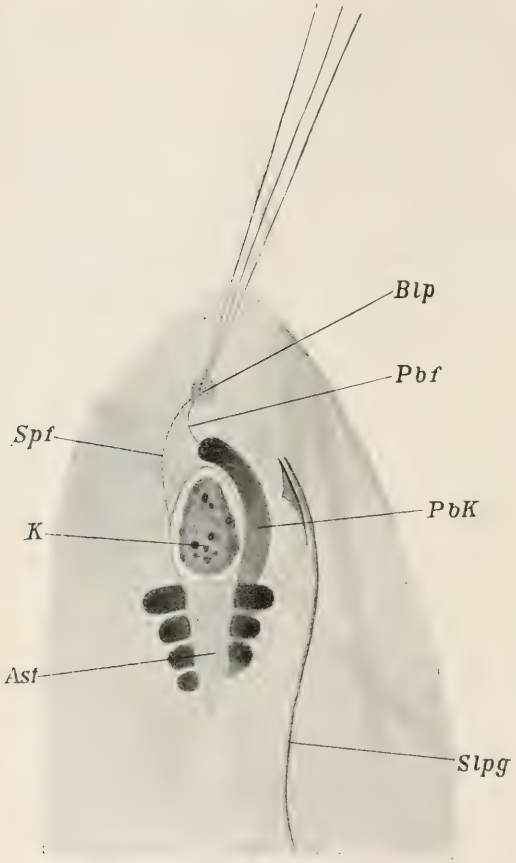


Fig. 1. *Devescovina striata* A. Foà, var. *hawaiensis mihi*. *Ast.* Achsenstab; *Blp.* Blepharoplast; *K.* Kern; *Pbf.* Parabasalfaden; *Pbk.* Parabasalkörper (= Parabasale); *Slpg.* Schleppgeißel; *Spf.* Suspensorialfaden.

Das Parabasale tritt hier wie in anderen Fällen namentlich nach Fixierung mit Osmiumgemischen deutlich zum Vorschein,

ferner nach Sublimatkonservierung wird dasselbe mit Eisenhämatoxylin, Hämalaun und Eosin gefärbt, dagegen nicht mit Delafield's Hämatoxylin. Bei manchen anderen parasitischen Formen wurde dieses Organell auch am Leben beobachtet. Das Parabasale erscheint an fixierten und gefärbten Präparaten, besonders an osmierten, als aus dichtem, durchaus homogenen Plasma zusammengesetzt, seine Konturen sind nicht sehr scharf ausgedrückt, eine Membran, welche das Plasma umschlösse, wird nicht beobachtet. Wohl dagegen in seltenen Fällen, bei geeigneter Färbung, kann man den Parabasalfaden durch die ganze Länge des Schlauches sich fortsetzen sehen, wo er gewiss eine Stütze für die gesamte Masse des

Fig. 2. *Devescovina striata* A. Foà var. *hawaiensis mihi.* Kernteilung. *Spl.* Spindel; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Parabasalkörpers abgibt. — Zur Charakterisierung der Gattung sei noch hinzugefügt, dass vom Blepharoplasten aus drei Flagellen entspringen, während die starke Schleppgeißel nicht mit dem Blepharoplasten verbunden erscheint, sondern in unmittelbarer Nachbarschaft eines noch rätselhaften Organells anscheinend mit einem eigenen Basalkorn in Beziehung steht. — Bei der Kernteilung von *Devescovina* wird der Parabasalkörper geteilt. Die ersten Phasen der Teilung, welche der Kernteilung selbst um ein Beträchtliches vorauseilen, lassen sich nicht beobachten, doch kann mit Bestimmtheit etwaige Voraussetzung eines Schwundes des alten Parabasale mit nachfolgender Neubildung der zwei Tochterparabasalia ausgeschlossen werden. Die Fig. 2 illustriert die Anordnung der zwei Parabasalia in konstanter Beziehung zu den Polen der extranukleären stabförmigen Teilungsspindel, wo oft Centriolen festgestellt werden

konnten. Das schwer zu verfolgende Verhalten des Blepharoplasten bei der Teilung kann hier nicht in Kürze besprochen werden. Nach vollendeter Kernteilung und Rekonstruktion der Achsenstäbe nehmen die Parabasalia noch vor der Plasmadurchschnürung die typische Anordnung am Kern und um den Achsenstab herum wieder an.

Gleichfalls schlauchförmig erscheinen die Parabasalia, stets mindestens in der Zweizahl vorhanden, bei *Parajoenia Grassii* nov. gen., nov. spec. (Honolulu), einem neuen Vertreter der Trichonymphiden. Die Fig. 3 erläutert die eigentümliche Gruppierung

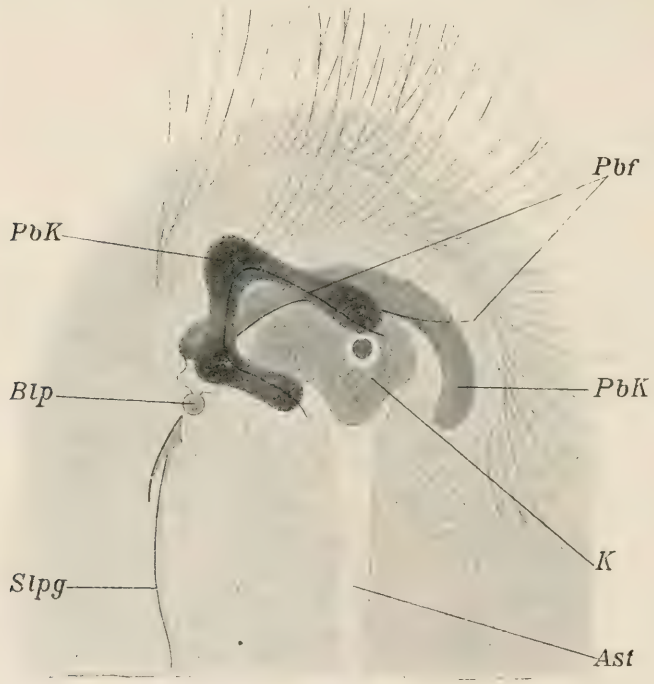


Fig. 3. *Parajoenia Grassii* nov. gen., nov. spec. Die Bezeichnungen wie in Fig. 1.

der zwei Parabasalkörper: der eine begleitet in einem weiten Bogen die obere Kurvatur des (übrigens gänzlich asymmetrisch gestalteten) Kernes, der andere, mehr seitlich angebracht, verläuft unter Bildung von zwei knieförmigen Beugen. Deutlich lässt sich an jedem Parabasale ein Parabasalfaden verfolgen, welcher zumeist den Schlauchkörper nicht auf dessen ganzer Länge begleitet, sondern rankenförmig frei im Plasma endet. Mit dem Blepharoplasten sind die Parabasalia durch zwei kurze Fäden verbunden. Im vorliegenden Fall lässt sich eine gewisse Beziehung zwischen der Gestalt und Anordnung der Parabasalkörper zu der Verteilung von Flagellen nicht verkennen. Die *Parajoenia* ist an ihrem Vorderende mit sehr

zahlreichen langen Geißeln versehen, welche im großen und ganzen zwei halbkreisförmigen Linien entlang angebracht erscheinen, und diesen Linien entspricht eben augenscheinlich — wenn auch nur in indirektem Abhängigkeitsverhältnis — die Konfiguration der zwei Parabasalkörper. Die Oberfläche des Flagellaten ist außerdem in dessen hinterem Abschnitt mit spärlich verteilten kurzen Borsten bedeckt, welche wahrscheinlich wie bei *Joenia* unbeweglich bleiben. Sehr oft, bevor noch irgendwelche Anzeichen der beginnenden Kernteilung vorliegen, werden die Parabasalia in der Vierzahl beobachtet. Ohne Zweifel ist diese Vierzahl auf eine Teilung der

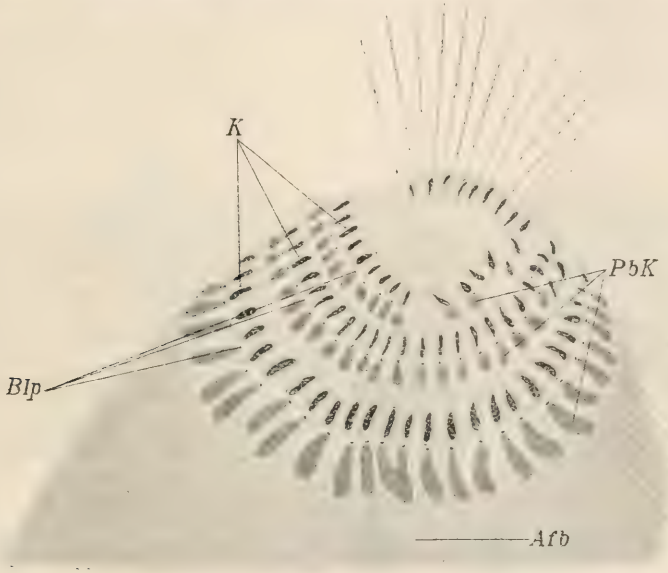


Fig. 4. *Stephanonympha Silvestrii*, nov. gen., nov. spec. *Afb.* Achsenfadenbündel die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 1.

zwei Parabasalkörper zurückzuführen; in der Tat liegen je zwei derselben in der Weise aneinandergrenzend, dass sie in ihrer Gesamtheit je einem einzigen Parabasale entsprechen und auf den ersten Blick von einem solchen kaum unterschieden werden, womit die Annahme einer einfachen Querteilung nahegelegt wird.

In vielfacher Hinsicht bemerkenswert, so auch in bezug auf ihren Parabasalapparat ist *Stephanonympha Silvestrii* nov. gen., nov. spec. (Honolulu), welche zusammen mit der seinerzeit von A. Foà vorläufig beschriebenen *Calonympha Grassii* (Iquique) in die Familie der Calonymphiden gehört. *Stephanonympha* ist ein vielkerniges Flagellat oder eine echt polyenergide Zelle im Sinne Sachs'. Die Kerne sind kranzartig in 2—3 Etagen am Scheitel des recht großen Tieres verteilt (Fig. 4). In der Nähe eines jeden Kernes liegt an

der Oberfläche des Flagellaten ein Blepharoplast, von welchem nach außen vier lange Geißeln entspringen, während nach innen im Körperplasma ein Achsenfaden gegen die Medianlinie des Tieres verläuft; die Gesamtheit dieser letzteren tritt zum Achsenfadenbündel zusammen. Mit einem jeden Blepharoplasten steht in oberflächlicher Lage ein einfacher Parabasalapparat in Verbindung: ein blatt- bis schlauchförmiges Gebilde aus dichtem homogenem Plasma, das sich färberisch wie im Fall von *Derescorina* verhält. Bei geeigneter Färbung kann man durch den ganzen Parabasalkörper einen feinen Parabasalfaden entlang ziehen sehen. Je nach den Gestaltsänderungen des Tieres liegt dieser erstere bald unmittelbar dem Blepharoplasten an, bald erscheint er an einem längeren oder kürzeren Faden aufgehängt. — Während der Kernteilung, welche synchron in allen Kernen des Flagellaten verläuft, funktionieren die Blepharoplasten als Centrosomen, ein Verhalten, das ja für Flagellaten nicht neu ist und auch bei Geißelzellen der Spongien neuerdings konstatiert wurde (Robertson und Minchin). Man beobachtet den, soviel es sich beurteilen lässt, unveränderten Parabasalkörper an dem einen Pol der extranukleären Spindel angebracht, während der andere Pol mit einem winzigen, höchstwahrscheinlich neugebildeten Parabasale in Verbindung steht (Fig. 5). — Anhangsweise sei bemerkt, dass *Stephanonympha* in zwei Formen vorgefunden wird, einer Forma minor und Forma major; außer durch die Größe unterscheiden sich die beiden Formen durch Zahl und Anordnung ihrer Kerne. Da jedoch das uns hier interessierende Organell in beiden Fällen prinzipiell gleich ausgebildet erscheint, so kann an dieser Stelle von weiteren Erörterungen über die Natur der beiden Formen Abstand genommen werden.

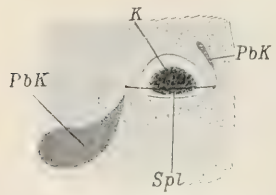


Fig. 5. *Stephanonympha Silvestrii* nov. gen., nov. spec. Kernteilung; die Bezeichnungen wie in Fig. 1 u. 2.

Auch bei der nahe verwandten *Calonympha Grassii* A. Foà konnte ich einen äußerst einfachen, man möchte fast sagen reduzierten Parabasalapparat nachweisen. Wie aus der Darstellung in der vorläufigen Mitteilung von A. Foà bekannt, ist *Calonympha* nicht nur vielkernig, sondern an dem Scheitel mit einer eigentümlichen, in ihrem Wesen noch dunklen Differenzierung ausgestattet, welche dem Bau des Flagellaten einen bedeutenden Grad der Komplikation verleiht. An dem ungefähr birnförmigen Tier beobachtet man in einer gewissen Entfernung vom Scheitel die Zone von konzentrischen Kränzen der Kerne; etwa zwei bis drei Kränze folgen aufeinander (Fig. 6 stellt einen optischen Schnitt dar). Mit einem jeden Kern ist ein Komplex von Organellen verbunden und zwar wie bei *Stephanonympha*: in oberflächlicher Plasmaschicht ein

dichter Blepharoplast, ein von diesem nach innen hinziehender Achsenfaden, ferner eine Gruppe von vier langen im Blepharoplasten wurzelnden Flagellen (die eine ist stärker als die drei anderen), sowie in der Nähe des Kernes und des Blepharoplasten ein kleiner, rundlicher, nicht immer leicht nachweisbarer Parabasalkörper. Eine direkte Verbindung zwischen den zwei letztgenannten Organellen konnte freilich nicht wahrgenommen werden,

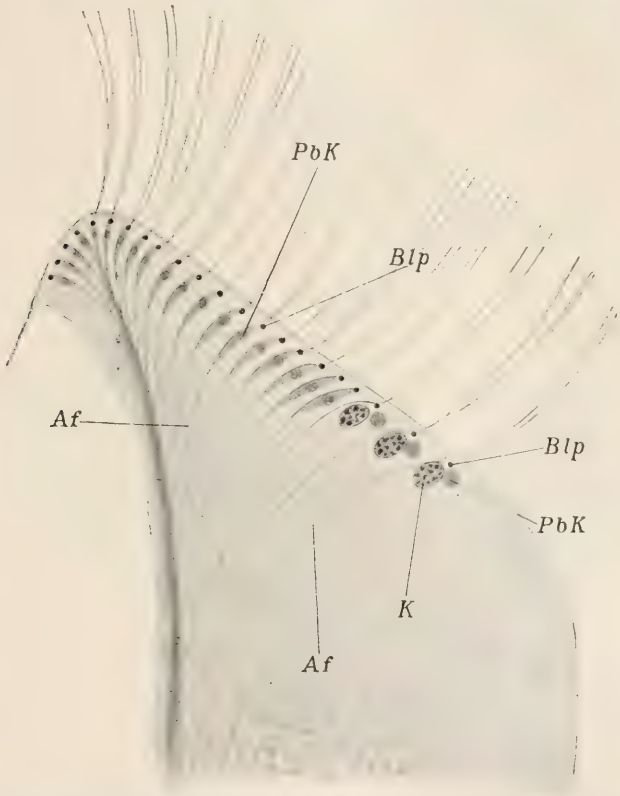


Fig. 6. *Calonympha Grassii* A. Foà. *Af.* Achsenfaden; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Der Kern liegt nicht einfach im Körperplasma eingebettet, wie das in Fig. 6 halbschematisch angedeutet ist, vielmehr scheint er von besonderen Membranen und auch wohl von dichterem Plasma (A. Foà) umgeben zu sein, Verhältnisse, welche auf den mir vorliegenden Präparaten nicht mehr mit Sicherheit zu eruieren waren. Einen solchen Organellenkomplex: Kern, event. mit der zugehörigen besonderen Plasmapartie, + Blepharoplast + Achsenfaden + Flagellengruppe + Parabasalapparat, sehe ich mich veranlasst, mit einem einzigen Namen zu bezeichnen und schlage vor, zu diesem Zweck

von einem Karyomastigonten zu reden. An die Zone der etagenförmig aufeinanderfolgenden Karyomastigonten nun reiht sich scheitelwärts, wie erwähnt, eine Gruppe von besonderen Zelldifferenzierungen an, welche durch den Gebrauch des Namens Akaryomastigonten in ihrem Aufbau sofort verständlich werden: es sind Blepharoplasten, jeweilen mit einem Achsenfaden, Flagellen, einem Parabasale sowie mit deutlichem Plasma in Spindelform, jedoch ohne die Gegenwart eines Kernes, wie das schon A. Foà richtig erkannt hatte. Der rundliche bis ovale Parabasalkörper ist hier in die spindelförmige Plasmamasse eingeschlossen und kann bei der Färbung mit Hämalaun einen Kern vortäuschen. — Die Teilung der Karyo- wie der Akaryomastigonten geschieht synchron in allen Teilen unter Verlust der alten Achsenfäden; im letztgenannten Fall handelt es sich um eine einfache Centrodesmose des Blepharoplasten. Das Schicksal der Parabasalia während der Teilung ist allem Anschein nach wie bei *Stephanonympha*.

Ich möchte nicht unterlassen, auch auf die Gattung *Lophomonas* hinzuweisen, deren eine Spezies, *L. blattarum*, durch den Besitz eines deutlichen Parabasalapparates charakterisiert ist. Derselbe besteht aus einer großen Anzahl von dicht aneinandergedrängten stäbchenförmigen Gebilden (Parabasalia), welche dem membranösen, kernumschließenden Kelch von außen direkt aufsitzen (Fig. 7). Auf dem inneren Kelchrand, apikal, sind bekanntlich in doppelter Reihe die Basalkörperchen des Flagellenbusches angebracht. Wenn somit die Ausbildung eines Parabasalfadens bei *Lophomonas* zu fehlen scheint, so ist doch zwischen den Parabasalia und den Basalkörperchen ein vermittelnder Kontakt durch die Kelchmembran gegeben. Vom Körperplasma ist der in seiner Gesamtheit sphärisch gestaltete Parabasalapparat durch einen mit heller Flüssigkeit erfüllten Raum geschieden.

Zum Teil ähnlich wie bei *Lophomonas* präsentiert sich der Parabasalapparat bei der Gattung *Joenia*, wo derselbe überhaupt zum erstenmal, wie schon erwähnt, von Grassi unter dem Namen Collare beschrieben wurde. Nach Grassi's sowie Grassi's und A. Foà vorläufigen Berichten baut sich dieses Organell aus zahlreichen kurzen Stäbchen auf, welche an einem auf sich selbst zurücklaufenden, also doppelten Parabasalfaden angebracht sind, und erscheint in Form eines den obersten Teil des Achsenstabs umgreifenden, gekräuselten Kragens; mit dem Blepharoplasten („battacchio") sowie z. T. wohl auch mit der Area flagellata bleibt dieses Gebilde durch den freien Teil des Parabasalfadens („un tratto solido con ispessimenti lineari assai evidenti" „regolo") in Verbindung. Möglicherweise ist die Zusammensetzung des Apparates bei *Joenia* eine viel kompliziertere, indem der vordere Teil des „regolo" zur Bildung einer „figura come di campana" beiträgt; es muss in dieser Hinsicht die aus-

führliche Darstellung Prof. Grassi's abgewartet werden. — Dasselbe bezieht sich auf die Gattung *Trichonympha*, wo nach vorläufiger Mitteilung von A. Foà das aus Stäben bestehende körbchenartige Organell (zuerst von Grassi als „Cestello" beschrieben) mit einem Collare, mithin einem Parabasalapparat meiner Nomenklatur, verglichen werden kann.

Zum Schluss sei die Gattung *Trichomonas* erwähnt, wo mit Osmiumgemischen ein schlauchförmiges, an den Blepharoplasten angrenzendes Gebilde sich nachweisen lässt (Fig. 8), welches ich als Parabasalapparat auffasse.

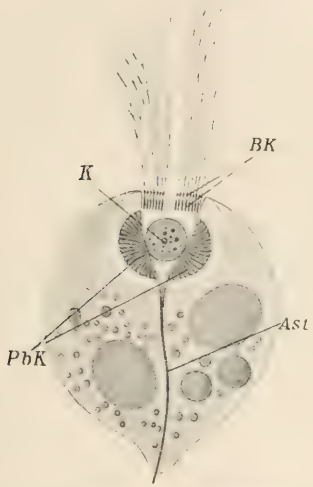


Fig. 7. *Lophomonas blattarum* Stein aus *Periplaneta orientalis*. *Bk.* Basalkörperchen; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 1.

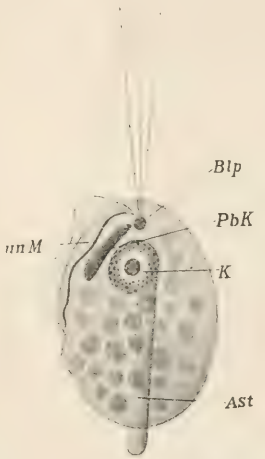


Fig. 8. *Trichomonas batrachorum* Perty aus *Bufo vulgaris*. *unM.* undulierende Membran; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Bis hierher die Tatsachen. Was die Frage nach der allgemeinen Verbreitung und Bedeutung des in Rede stehenden Organells unter Flagellaten, resp. Homologisierung desselben mit einem Zellbestandteil im allgemeinen anbetrifft, so kann z. B. noch nichts Positives mitgeteilt werden. Sicher wird weite Verbreitung des Parabasalapparats bei Flagellaten in der Folge erkannt werden. Höchstwahrscheinlich gehört z. B. das von Prowazek beschriebene „plastinartige" „Chromidium" der sogenannten gametoiden Generation von *Bodo lacertae* hierher; „mit den gebräuchlichen Kernfarbstoffen" färbt sich nach Prowazek die Substanz desselben „sehr schlecht, nur mit Eisenhämatoxylin kann man ihn gut zur Darstellung bringen", heisst es in bezug auf den fraglichen Körper. Dobell beschreibt bei *Bodo lacertae* ein eosinophiles Chromidium,

was gleichfalls eher für als gegen die Zugehörigkeit des Gebildes zum Parabasalapparat sprechen würde. — Die Anordnung des spiralförmigen Parabasale um den Achsenstab von *Devescovina* erinnert unwillkürlich an den aus Mitochondrien entstehenden Spiralfaden am Mittelstück vieler Spermatozoen. Doch wird es sich dabei sehr wahrscheinlich um bloße äußere Konvergenz handeln. — Wenn es erlaubt sein soll, trotz der fragmentarischen heutigen Kenntnisse vom Parabasalapparat sich dennoch eine Vorstellung von dessen Bedeutung zu machen, so möchte ich auf zwei Momente hinweisen, welche mir nach eigener Anschauung zahlreicher parasitischen Formen, bei aller Variation in der Gestaltung, konstant wiederzukehren scheinen, und zwar: 1. die Zusammensetzung der Parabasalia aus dichtem, homogenen Plasma, welches in den meisten Fällen vom übrigen Körperplasma auffallend absticht, 2. die Beziehung der Parabasalia zu den Blepharoplasten resp. Basalkörperchen, sei es durch Parabasalfäden vermittelt, sei es in benachbarter Lage ausgedrückt. Diese zwei Faktoren veranlassen mich, im Parabasalapparat vermutungsweise ein Depositum von im Stoffwechsel der parasitischen Flagellaten ausgearbeiteten, spannkraftreichen Substanzen zu sehen, welche stetig einerseits für die Arbeit der Geißeln verbraucht, andererseits aus dem Plasma neu angelagert werden. Vielleicht, dass bei Formen, die sich von Substanzen ernähren, welche an direkt assimilablen Produkten besonders arm erscheinen — wie das morsche Holz im Termitendarm —, der Parabasalapparat eine ausnehmend reiche und darum auffällige Entwickelung erlangt hatte. — Nicht uninteressant war es mir, nachdem ich mir selbständig die obige Auffassung gebildet hatte, bei M. Heidenhain eine ähnliche Anschauung über die Möglichkeit einer ernährenden Bedeutung von Wimperwurzeln bei Flimmerzellen zu lesen (Plasma und Zelle, II, p. 987).

Bei der Teilung der Flagellatenzelle kann der Parabasalapparat bei verschiedenen Formen ein recht verschiedenes Verhalten zur Schau tragen: er kann im Muttertier zugrunde gehen und in der Nähe der Tochterkerne sowie der Basalkörner in zwei Anlagen sich neu bilden (*Lophomonas blattarum*); er kann geteilt werden und so auf die Tochterkerne übergehen (*Devescovina*, *Parajoenia*); und schließlich kann er an dem einen Pol der Kernspindel unverändert verbleiben, während er sich an dem anderen Pol höchstwahrscheinlich neu bildet (*Stephanonympha*).

Naturwissenschaftliche Betrachtungen über die geistigen Fähigkeiten des Menschen und der Tiere.

Von Dr. L. Greppin, Rosegg, Solothurn.

(Nach einem Vortrage, gehalten am 30. April 1910 in der Sitzung der Schweiz. Neurologischen Gesellschaft in Genf und am 28. Dezember 1910 in der Sitzung der Schweiz. Zoolog. Gesellschaft in Bern.)

Zur Besprechung wollen wir nur drei in der Wirbeltierreihe sich geltend machende, individuell erworbene geistige Funktionen heranziehen. Auch handelt es sich in der großen Mehrzahl der von uns gemachten Beobachtungen um Beobachtungen an freilebenden Tieren, in der Minderzahl um Beobachtungen an Haustieren, wobei wir dann mit Vorliebe solchen von diesen Tieren ausgeführten, psychisch bedingten Bewegungserscheinungen unsere Aufmerksamkeit schenkten, die nicht auf Rechnung der Dressur zurückzuführen sind. Wir dürfen eben nie vergessen, dass das dressierte Tier Handlungen vollführt, die ihm nur auf künstlichem Wege und unter Benützung seiner angeborenen geistigen Anlagen von Seite seines Herrn beigebracht worden sind; wenn wir daher diese Tatsache nicht berücksichtigen, so überschätzen wir in ganz ausgesprochener Weise das Geistesleben eines solchen Tieres und ziehen daraus Schlussfolgerungen, welche vollständig irrtümlich sind.

Zur Begründung dieses Satzes verweisen wir ausdrücklich auf das sattsam bekannte Beispiel des Pferdes des Herrn von Osten (74).

Die erste dieser psychischen Funktionen ist das individuell erworbene Aufmerksamkeits- und Unterscheidungsvermögen oder das auf sinnlicher Wahrnehmung beruhende, individuell erworbene Assoziationsvermögen.

Um dasselbe zu prüfen, werden wir das freilebende Tier bejagen und auf Grund seines Verhaltens uns gegenüber die Frage zu beantworten suchen, ob es imstande sei, die Person seines Verfolgers von einer anderen, für ihn ganz harmlosen Person zu unterscheiden.

Unsere diesbezüglichen, an Fischen gemachten Beobachtungen beschränken sich nur auf wenige Fälle; es handelte sich um einzelne Individuen von Bachforellen und von Hechten, die bestimmte Örtlichkeiten bewohnten und die wir längere Zeit ohne Erfolg mit Hilfe der Schlinge oder mit Hilfe der Schusswaffe zu erbeuten suchten; diese Tiere wurden allerdings nach und nach recht scheu, niemals waren wir aber imstande, festzustellen, dass sie vor uns rascher die Flucht ergriffen als dieses vor einer anderen Person der Fall war.

Über die höheren psychischen Funktionen der Fische hat dagegen Edinger (22, 26) sehr eingehende und wertvolle Untersuchungen angestellt; auf Grund derselben gelangte er zu folgenden Hauptresultaten: „Eine unter Mithilfe der Presse vorgenommene

Enquete bei Fischzüchtern, Aquarienfreunden etc. hat bisher folgendes gelehrt. Die Fische sehen und reagieren auffallend häufig zweckentsprechend auf das Gesehene. Viele von ihnen erkennen mit dem Gesichtssinne die Nahrung und wissen sie, wenn nicht durch Hunger etc. besonders empfindlich, sehr gut von Nichtnahrung zu unterscheiden. Viele erkennen auch, dass sich ein Fütterer nähert und drängen nach ihm hin. Irgendeine andere psychische Äußerung als ein Losstürzen auf die Nahrung, resp. eine seltene Annäherung an den Fütternden habe ich aus den ca. 200 Briefen, die mir von allen Seiten freundlichst zugeschickt worden sind, nicht sicher ermitteln können. Nur eine Anzahl mit der Flucht zusammenhängende Fähigkeiten, die übrigens schon bei der aus dem Ei kommenden Brut vorhanden sind, bleibt noch. Durch Gewöhnung können die Fische das Flüchten verlernen, sie werden zahm, aber das Erlangte geht, wenn neue Störungen kommen, schnell wieder verloren. Es hat sich bei der Enquete ergeben, dass optisch gewonnene Eindrücke eine Zeitlang zurückgehalten werden können. Diese Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen. Bis jetzt erhellt aus denselben, dass die niederen optischen Zentren, bei den Knochenfischen also das Mitelhirndach, fähig sind, Eindrücke aufzunehmen und bis zu einem gewissen Grade zweckmäßige Handlungen zu vermitteln, dass aber im wesentlichen die Fähigkeit zu weiteren Assoziationen fehlt."

Auch die Amphibien sind nach unseren Erfahrungen nicht imstande, ihren Verfolger als solchen zu erkennen und zu unterscheiden. Als leicht zu kontrollierendes Beispiel führen wir den grünen Wasserfrosch[1]) an; denselben kann man, wenn er am Rande des Teiches oder auf dem Blatte einer Seerose nach Beute lauert, sehr leicht mit der Angel fangen; man braucht nur an der Angel einen Wurm, eine Heuschrecke oder sogar ein Fetzchen weißes Papier zu befestigen und den Köder vorsichtig vor den Augen des Frosches auf und ab tanzen zu lassen; er wird sofort nach der Angel schnappen und den Bissen zu verschlucken suchen; wirft man nun diesen Frosch, nachdem man ihn von der Angel befreit hat, wieder in den Teich, so verkriecht er sich allerdings zuerst tief in den Schlamm hinein, aber schon nach einigen Stunden, wenn der Hungertrieb sich wieder regt, kann man ihn neuerdings, trotz seiner frischen Wunden, in ganz gleicher Weise und mit dem nämlichen Erfolge fangen. Auch konnten wir bei solchen Jagdexperimenten nie den Nachweis leisten, dass dieser bejagte Frosch je imstande war, einen Unterschied zwischen seinem eigentlichen Verfolger und anderen Menschen zu machen.

1) Vgl. Literaturverzeichnis Nr. 44; aus dieser Arbeit entnahmen wir für unseren Vortrag einige Beispiele.

Von Seite der Reptilien, insbesondere von Seite der großen, grünen Eidechse, die wir längere Zeit hindurch in der Umgebung von Basel beobachteten und die wir auch ab und zu bejagten, war das Benehmen dem Verfolger gegenüber schon ein ganz verschiedenes; die Tiere wurden nämlich sehr rasch auf die ihnen drohende Gefahr aufmerksam, ihr Sicherungstrieb und ihr Fluchtreflex war, je nach dem Grade und nach der Dauer der stattfindenden Verfolgung ein sehr langer und intensiver; sie suchten sogar die betreffende Gegend für einige Zeit zu verlassen; ihr scheues Benehmen blieb jedoch jeder sie begegnenden Person gegenüber absolut unverändert.

Zum nämlichen Resultate gelangte auch Herr Schuldirektor Keller in Solothurn, welcher seit Jahrzehnten unsere einheimischen Schlangenarten sammelt und welcher mir versicherte, dass er bei diesen Tieren das Vermögen, die sie verfolgende Person als solche zu erkennen, niemals konstatieren konnte.

Dieser neue psychische Faktor macht sich dagegen in ganz hervorragender Weise bei einer größeren Zahl unserer einheimischen Vögel geltend.

So besitzt der Haussperling einen sehr entwickelten angeborenen Sicherungstrieb, der sich bei allen seinen Handlungen kundgibt; als Resultat der langen Angewöhnung ist dagegen bei ihm der Fluchtreflex vor dem Menschen nur noch wenig ausgeprägt.

Als wir im Spätherbste 1905 unsere Haussperlinge konsequent mit der Flinte verfolgten, konnten wir schon in den allerersten Tagen, nach Beginn der Jagd, feststellen, dass diese Vögel, die sich sonst um uns nicht mehr und nicht weniger bekümmerten als um die anderen Einwohner des Hauses, uns von nun an, wenn wir die Flinte trugen, als ihren Gegner erkannten. Sie ließen bei unserem Anblicke sofort ihren Warnruf ertönen und diejenigen, welche sich auf höheren Bäumen oder auf Telephondrähten befanden, flogen in schiefer Richtung hoch und weit weg in die Luft hinaus, die anderen aber, welche bei unserem Erscheinen in Gebüschen oder dichten Baumkronen saßen, verkrochen sich tief hinein, blieben auch darin oder verschwanden auf der entgegengesetzten Seite.

Kaum nach 8 Tagen waren wir, ob bewaffnet oder nicht, ob allein oder in Gesellschaft, der Feind; auch die verschiedenen Kleidungen, die wir trugen, übten keinen wesentlichen Einfluss aus; selbst wenn wir im Zimmer am geschlossenen Fenster erschienen, flohen sofort die Sperlinge, die uns erblickten, weg, ließen gleichzeitig ihren Warnruf ertönen und die ganze Schar wanderte darauf in die weniger gefährliche, nächste Umgebung.

Unter diesen Umständen gelang es uns selbstverständlich nicht mehr leicht, einen ersprießlichen Schuss anzubringen und wir mussten deshalb unser Vorhaben vom Hinterhalte aus durchführen. Trotz-

dem wir denselben häufig wechselten, merkten sich die Sperlinge den jeweiligen, für sie bedrohlichen Ort recht bald und sie wurden allmählich, aber immer nur uns gegenüber, im höchsten Grade scheu und vorsichtig. Immerhin dauerte es recht lange und zwar bis Ende Januar, anfangs Februar, bis sie eine bekannte, gewohnte Handlung, welche sich immer in gleicher Weise wiederholt und einen wesentlichen Abschnitt des angeborenen Sicherungstriebes des Vogels darstellt, nicht mehr ausführten. Wir meinen nämlich die Gewohnheit, welche ganz speziell die Sperlinge an sich haben, dass sie, wenn sie in ein Gebüsch oder auf einen Baum fliegen, stets zuerst auf einem vorspringenden Ästchen absitzen, dort kürzere oder längere Zeit intensiv sichern und erst dann ruhig werden. Diese Gewohnheit benützten wir jeweilen, um vom Hinterhalte aus zu zielen und meistens auch mit Erfolg zu treffen; trotzdem wiederholten anfänglich die Sperlinge die gleiche Handlung; wir bemerkten aber, dass nach und nach, mit der Zunahme der gefallenen Opfer, der Augenblick des Sicherns stets kürzer wurde und auf einmal zeigte sich bei den zurückgebliebenen Kameraden ein ganz neues Benehmen. Sie fielen nun von oben her, wie ein geworfener Stein, in das ihnen Schutz bietende Dickicht, verschwanden sofort in dasselbe und erst von dort aus fingen sie an mit der größten Aufmerksamkeit und mit Anspannung aller ihrer Sinne zu sichern.

Die obige etwas ausführlich beschriebene Beobachtungsreihe erlaubt uns nunmehr, ähnliche Beobachtungen, die wir beim Bejagen anderer Vögel anstellen konnten, deshalb kürzer zu behandeln, weil sie sich prinzipiell nicht wesentlich voneinander unterscheiden; aus diesem Grunde führen wir noch einige derselben nur ganz summarisch an.

Die Rabenkrähe. Ausgesprochener, angeborener Sicherungstrieb; ausgesprochener, angeborener, sozialer Trieb; je nach den äußeren Umständen stellt sich bei ihr der Fluchtreflex vor dem Menschen sehr rasch oder nur nach und nach ein.

Wenn wir eine Krähe geschossen hatten, ließen anfänglich die anderen, die in der Umgegend anwesend waren, sofort ihren Angst-, Zorn- und Warnruf ertönen und umkreisten uns ziemlich niedrig; auf den zweiten Schuss flohen sie endgültig weg. Später erschienen sie zwar beim Fallen einer Genossin in gleicher Weise, bevor sie aber in unsere Nähe kamen, flogen sie hoch in die Luft hinaus und erst dann umkreisten sie uns. Ein in der Nähe der Rosegg nistendes Paar verfolgte uns, sobald wir uns außerhalb der Anstalt zeigten und wir keine Flinte bei uns trugen, auf das hartnäckigste; die beiden Vögel flogen dann nahe an uns heran, setzten sich auf die Bäume, die uns am nächsten waren und ließen dabei stets ihren Zorn- und Angstruf ertönen; trugen wir aber die Flinte, so verfolgten sie uns nur von weitem und mit Vorliebe hoch in der Luft.

Die Nebelkrähe. Angeborener Sicherungstrieb und Fluchtreflex vor dem Menschen eher noch stärker entwickelt als bei der Rabenkrähe.

Ein Exemplar, welches infolge des Hungers (es lag überall Schnee) nicht sehr scheu war und auf der offenen Landstraße Nahrung suchte, ließ Personen und Fuhrwerke auf etwa 30 m herankommen und flog dann in einem weiten Bogen über die Ebene auf die Straße zurück; bei einem solchen Anlasse, als der Vogel bei uns vorbeizog, erhoben wir die Flinte; da die Distanz aber doch zu groß war, schossen wir nicht. Diese Bewegung genügte jedoch, um die Krähe zu veranlassen, uns sofort von den anderen, dort zufällig ziemlich zahlreichen Fußgängern zu unterscheiden; sie floh von da an auf etwa 100—150 m von uns weg, während die anderen Leute sich ihr in der gewohnten früheren Weise nähern konnten.

Eine ganz ähnliche Beobachtung machten wir an einem kleinen Grauwürger, dessen angeborener Sicherungstrieb sehr entwickelt ist und der, in unserer Gegend wenigstens, auf ziemlich weite Entfernung vor dem Menschen flieht.

Diesen Vogel hatten wir gefehlt; da wir ihn gerne für die Lokalsammlung des Museums in Solothurn erlegen wollten und da er uns von nun an gar nicht mehr in Schussnähe herankommen ließ, ersuchten wir eine andere Person, uns denselben gegen einen Baum, in dessen Nähe wir uns verborgen hielten, zuzutreiben. Alle Mühe war absolut umsonst; beim Zutreiben flog er auf kaum 30 m weg, nie kam er aber an die Stelle, wo wir uns verborgen hielten; er machte um dieselbe einen weiten Bogen und wählte zum Sichern stets einen nicht gefährdeten Punkt.

Der Fichtenkreuzschnabel. Angeborener Sicherungstrieb vor dem Menschen sehr wenig entwickelt.

Im Herbste 1902 hatten wir in der Rosegg eine kleine Gesellschaft von Fichtenkreuzschnäbeln, die zuerst ganz vertraut auf den Weymutskiefern unserer Anlagen verblieben und zwar selbst wenn wir uns darunter, mit der Flinte bewaffnet, befanden. Wir schossen einige Exemplare; anfänglich begaben sich die zurückbleibenden einfach auf die nächsten Kiefern und hingen sich wie vorher an die dort befindlichen Kieferzapfen, um daraus die reifen Samen herauszuschälen. Später flogen sie auf den Schuss weiter und setzten sich auf die Kiefer eines nahe gelegenen Wäldchens; bei unserem Anblicke ließ dann ein auf der Baumspitze sicherndes altes Männchen seinen Warnruf ertönen und alle anwesenden Kreuzschnäbel flogen sofort aus dem Anstaltsareal weg; am Tage darauf waren sie wieder auf einer Kiefer des Wäldchens und zwar zu einer Zeit, in der unter diesem Baume eine ganze Abteilung von Patienten und Angestellten mit Arbeit beschäftigt waren. Als die Vögel uns aber in einer Entfernung von über 100 m erblickten, ertönte der

Warnruf und nun verschwand die ganze Gesellschaft dauernd aus der Rosegg.

Der Wanderfalke. Während der Zugzeit sichert der Wanderfalke ungemein scharf und flieht auf recht große Distanzen vor dem Menschen; am Nistorte, für uns speziell an der Balmfluh, wo wir den Wanderfalken seit Jahren beobachtet haben, ist er viel vertrauter, er lässt Menschen und Lastwagen auf der Straße vorbeigehen; die Vögel verfolgen sich, paaren sich, ohne große Furcht zu zeigen. Dagegen wissen auch dort die Wanderfalken den Jäger von anderen Leuten recht gut zu unterscheiden und sehr häufig konnten wir uns persönlich überzeugen, dass der Vogel blitzschnell wegflog, wenn wir die Flinte erhoben. Interessant war für uns ferner das Benehmen eines Paares, welches im oberen Drittel der Balmfluh seinen Horst hatte. Anfänglich waren die Vögel in gewohnter Weise ziemlich vertraut; später wurden sie vorsichtiger und nun war es das Weibchen, welches sich dadurch auszeichnete, dass es nicht mehr, wie im Anfange, direkt in den Horst hinein- oder aus demselben herausflog, sondern von hoch oben, wie ein Pfeil, senkrecht in der betreffenden Höhlung verschwand und dieselbe fast immer unbemerkt, direkt dem Felsen entlang, wieder verließ.

Solche Beispiele lassen sich noch in großer Zahl anführen; wir wollen uns aber hier mit denselben begnügen und nur gleichzeitig bemerken, dass dieses individuell erworbene, auf sinnlicher Grundlage beruhende Assoziationsvermögen nicht bei jedem Vogel in gleicher Weise entwickelt ist. So werden junge, wenn auch durchaus flugfähige Haussperlinge und Rabenkrähen lange Zeit brauchen und viele unangenehme Erfahrungen machen müssen, bis sie imstande sind, ihren Feind zu erkennen.

Der Turmfalke, der sich bei seinen Streifzügen als sehr scheu erweist und stets scharf sichert, ist an der Balmfluh ein Vogel, welcher den Menschen nur wenig fürchtet und welcher, wenn er einen Schuss fallen hört, selbst wenn derselbe ihm gegolten hätte, nach kurz dauernder Flucht wieder an Ort und Stelle zurückkehrt; da in der Kiesgrube, am Fuße der Balmfluh, der Felsen häufig mit Pulver gesprengt wird, haben sich die Vögel an das Schießen nach und nach gewöhnt; dagegen fiel es uns auf, dass sie uns gegenüber niemals einen Unterschied machten, ob wir auf sie zielten oder nicht. Nach unserer Erfahrung ist dieser Mangel noch weit ausgeprägter beim Sperber, welcher ebenfalls einen sehr entwickelten angeborenen Sicherungstrieb und einen sehr entwickelten Fluchtreflex vor dem Menschen besitzt; nur in der Gegend des Nistortes ist die Scheu vor dem Menschen weniger ausgeprägt.

Der Sperber führt nun seine Raubzüge fast immer zu gleicher Tageszeit und am gleichen Orte aus; kennt man diese Eigentümlichkeit, so ist es nicht schwer ihn zu erlegen. Wenn wir aber

einmal einen Sperber gefehlt hatten, so konnten wir dennoch mit absoluter Sicherheit darauf rechnen, dass er am anderen Tage zur gewöhnlichen Zeit wieder erscheinen werde. Wir machten sogar folgende Beobachtung: ein noch junges, nach dem Gefieder höchstens etwas mehr als halbjähriges, aber recht starkes Weibchen, kam regelmäßig in unsere Anlagen und raubte täglich eine Amsel weg. Vom Hinterhalte aus schossen wir auf den Vogel, glaubten bestimmt ihn verwundet zu haben und suchten ihn darauf überall, jedoch vergebens; nach 8 Tagen etwa erschien nun wieder, ganz wie vorher, ein Sperberweibchen in unserem Garten, das wir bald darauf erlegten; bei der Untersuchung fand sich am Kopfe eine etwa 8 Tage alte Wunde, die speziell das rechte Auge betraf; trotz der schlimmen Erfahrung hatte sich also dieser Sperber von dem für ihn so verhängnisvollen Besuche der Rosegg nicht abhalten lassen, während andererseits eine Elster, in deren Anwesenheit ein nicht einmal für sie bestimmter Schuss abgegeben worden war, nicht nur für einige Tage, sondern für viele Monate vollständig aus dem Anstaltsgebiete verschwand.

Ihrer mehr nächtlichen Lebensweise wegen ist es bei der Mehrzahl unserer einheimischen, wildlebenden Säugetiere nicht so leicht, wie dies bei den Vögeln der Fall ist, eine genaue Prüfung ihres Verhaltens dem Jäger oder einer für sie harmlosen Person gegenüber, vorzunehmen. Aus vielfältigen Erfahrungen, die in der Jagdliteratur zur Genüge niedergelegt sind, wissen wir aber, dass viele dieser Tiere durchaus imstande sind, den besprochenen Unterschied in der Erkennung der Person zu machen und dass auch bei ihnen, je nach dem Ort und je nach dem Alter, eine wesentliche Differenz im Entwickelungsgrade dieses psychischen Vermögens vorhanden ist. Da aber dasselbe gleichzeitig die Grundlage für die Entstehung vieler individuell erworbenen Handlungen unserer Haustiere bildet, so werden wir, im Verlaufe dieser Arbeit, noch einige diesbezügliche Beobachtungen, die wir an unserem Jagdhunde gemacht haben, verwerten.

Am wildlebenden Tiere, ebenso am Haustiere, welches ohne Einwirkung der menschlichen Dressur, individuell erworbene Handlungen vollführt, können wir ohne Mühe konstatieren, dass sich die auf Grund dieses Assoziationsvermögens entstehenden Bewegungen mit dem Charakter der Annäherung, der Abwehr und der Flucht in keiner Weise von den angeborenen, unter den gleichen Umständen sich immer gleich wiederholenden Annäherungs-, Abwehr- und Fluchtbewegungen unterscheiden.

Als Beweis für die Richtigkeit dieses Satzes sollen folgende Beobachtungen dienen: Wenn die Sperlinge ihren angeborenen Feind, den Sperber, erblicken, so lassen sie sofort ihren Angst- und Warnruf ertönen; diejenigen unter ihnen, die vom Räuber am ent-

ferntesten sind, stieben auseinander und fliegen schief nach oben so weit und so rasch weg als sie nur können; die direkt bedrohten lassen sich wie ein Stein in ein Dickicht fallen, sie verkriechen sich unter Wurzelwerk, verschwinden sogar in Erdlöchern, Mauerspalten und verharren dort wie erstarrt bis die Gefahr vorbei ist. Die Szene wickelt sich aber ungeheuer rasch ab und wiederholt sich unter den gleichen Bedingungen immer wieder in ganz gleicher Weise. Während wir im Verlaufe mehrerer Monate unsere Rosegg-sperlinge bejagten, nahmen sie uns gegenüber zu den ganz ähnlichen Schutzmaßregeln ihre Zuflucht wie dem Sperber gegenüber; irgendwelche neue Handlung, die nicht auf angeborener Grundlage beruht, wurde nie vollführt und der einzige Unterschied in ihrem Benehmen bestand darin, dass sie uns nur höchst langsam, etappenweise als einen dem Sperber ebenbürtigen Feind erkannten. Zuerst unterschieden sie nur unsere flintentragende Person, dann wurden wir, ob bewaffnet oder nicht, von anderen Personen unterschieden und gleichzeitig nahm die Furcht vor uns immer mehr zu; bei unserem Anblicke ertönten die Angst- und Warnrufe immer zahlreicher, schneller und intensiver, der Fluchtreflex erfolgte vor uns immer auf größere Distanzen und erst nach 8—10 Wochen stellten sich, als Ausdruck eines geradezu panischen Schreckens, ganz eigentümliche Bewegungs- und Lähmungserscheinungen ein; die Sperlinge ließen sich, ohne irgendwie zu sichern, wie ein Stein in ein Gebüsch fallen und nahmen dort Stellungen an als ob sie erstarrt wären.

Die Beschreibung, die wir über das Verhalten der von uns in der Rosegg bejagten Rabenkrähen gegeben haben, stimmt ebenfalls mit dem Benehmen dieses Vogels, ihrem Erbfeinde, dem Habicht gegenüber vollständig überein; hier spielt sich nur der ganze Auftritt, sobald ein Habicht sichtbar wird, sehr rasch, reflexartig ab, während unsere Krähen lange Zeit hin- und herschwankten und bittere Erfahrungen machen mussten, bis sie uns endgültig in der oben angeführten Weise als ihren Feind behandelten.

Auch ist es uns bekannt, dass Hasen, Füchse, Rehe, die von Menschen bejagt sind, stets die ganz gleichen Schutzmaßregeln wie vor ihren natürlichen Feinden ergreifen und dass sie, solange sie wenigstens unversehrt bleiben, niemals imstande sind, neue zweckdienliche Handlungen auszuüben.

Recht irrtümlich wäre es, wenn wir annehmen wollten, dass das individuell erworbene, auf sinnlicher Grundlage beruhende Aufmerksamkeits- und Unterscheidungsvermögen beim Menschen besser und intensiver entwickelt sei als beim Tiere; wie die Erfahrung es lehrt, werden wir im Gegenteil konstatieren, dass das Tier, welches vielfach weit schärfere Sinnesorgane besitzt als wir, auch in bezug seiner diesbezüglichen sensoriellen Assoziationsfähigkeit rascher, ge-

nauer und präziser arbeitet als dies bei uns der Fall ist; so sehen wir, dass der Vogel mit Hilfe seines Sehorgans, dass der Hund mit Hilfe seines Riechorgans individuell erworbene Handlungen vollführt, die für uns geradezu unerreichbar sind. Wir stimmen deshalb durchaus mit der Ansicht von Edinger (21) überein, der sich über diese Frage folgendermaßen geäußert hat: „etwas scheint heute schon die Anatomie der Säugetiere erkennen zu lassen: Es ist sicher falsch, den Menschen auf allen Gebieten das größte Assoziationsvermögen zuzuschreiben; die Ausbildung einzelner Rindengebiete lässt es vielmehr als durchaus wahrscheinlich erscheinen, was die populäre Meinung längst lehrt, dass nämlich viele Säuger auf bestimmte Einzelgebiete in bezug auf Beobachtungen und Assoziationsfähigkeit dem Menschen weit überlegen sind."

Von Interesse ist ferner die Tatsache, dass sich bei den Tieren, auf Grund des individuell erworbenen Assoziationsvermögens, Gewohnheiten herausbilden, die augenscheinlich rasch automatisieren. So werden im Beginn des Baues und des Betriebes einer Eisenbahn die Vögel durch den Anblick des sich bewegenden Zuges, der Rauchsäule, der Dampfentwickelung, ferner durch das Vernehmen der verschiedenen Geräusche, wie Pfeifen der Lokomotive, Gerassel der Wagen, der Räder u. s. w. zweifellos eine ganz wesentliche Steigerung ihres normalen Fluchtreflexes erfahren. Später aber gewöhnen sie sich an diesen Anblick und viele Arten wählen sogar mit Vorliebe die dort befindlichen Telegraphenstangen, Telegraphendrähte, um darauf auszuruhen und von dort aus auf ihre Beute zu spähen; nach und nach bekümmern sie sich nur noch recht wenig um den auf der Bahnlinie stattfindenden Verkehr und nicht einmal ein starker Pfiff der Lokomotive vermag sie dauernd zu vertreiben; ebenso nisten häufig Vögel in den Gebüschen und Hecken, welche längs der Bahnlinie angepflanzt worden sind.

Zur gleichen Kategorie gehört das Benehmen vieler Schwimmvögel, insbesondere der Lachmöven und der Stockenten, welche während des Winters die Nähe der Menschen geradezu aufsuchen. Wer diese beiden Arten auf unseren Flüssen zu sehen Gelegenheit hatte, weiß, wie hochgradig bei ihnen der angeborene Sicherungstrieb und der Fluchtreflex vor dem Menschen ausgeprägt ist; nun ist es geradezu erstaunlich, wie in Zürich, in Genf und in Luzern die Lachmöven und im Teich der kleinen Schanze in Bern die Stockenten diesen Sicherungstrieb und Fluchtreflex fast gänzlich verloren haben, wie sie deshalb vertraut geworden sind, sich aus nächster Nähe betrachten lassen und ohne Zögern die ihnen zugeworfene Nahrung annehmen.

Ebenso ist vom psychischen Standpunkte aus die gewöhnliche Schwarzamsel, wie sie bei uns im Gebirge noch allenthalben vorkommt, ein von den Schwarzamseln unserer Anlagen recht verschie-

dener Vogel. Die erste besitzt einen sehr ausgesprochenen, angeborenen Sicherungstrieb; beim Anblick des Menschen, des Sperbers, des Habichts, des Wanderfalken stellt sich bei ihr der Fluchtreflex rasch ein und sie wählt auch für den Bau ihres Nestes Orte aus, an denen sie und ihre Brut nicht nur von schädlichen atmosphärischen Einflüssen, sondern auch vor den Angriffen ihrer natürlichen Feinde in bestmöglicher Weise geschützt bleibt. Unsere Gartenamsel dagegen hat sich im Laufe der letzten Jahrzehnte vollständig an die menschliche Gesellschaft gewöhnt; eine große Zahl ihrer Nester werden, trotzdem kein Mangel an Nadelholzgruppen und an dichten Laubholzgebüschen vorhanden ist, ganz frei gebaut, auf einem Mauervorsprung, auf einem Fenstergesims, auf Balken von Gartenhäuschen, auf angelehnten Leitern, in der Rosegg mit großer Vorliebe in den Lücken zwischen Dachrohr und Mauer, dann auch an Jalousieläden, ferner sehr niedrig auf einem Obstbaume, dort, wo die Hauptäste sich vom Stamme trennen u. s. w. Vor dem Menschen macht sich bei ihr nur noch auf ganz kurze Entfernungen der Fluchtreflex geltend; sie lässt sich vom Sperber in der ungeschicktesten Weise überraschen; dafür hat sich aber bei ihr ein Sicherungstrieb vor der Katze entwickelt, wie wir einen solchen, unter den nämlichen Umständen, bei den das Gebirge bewohnenden Amseln nie beobachtet haben. Infolge der Gewohnheit hat sich eben der Sicherungstrieb vor dem Menschen und vor dem Sperber gemildert, vor der Katze aber, die in unseren Gärten für sie und für ihre Nachkommenschaft zweifellos den gefährlichsten Gegner darstellt, bedeutend gesteigert.

An dieser Stelle möchten wir endlich noch einige Beobachtungen kurz erwähnen, welche den Beweis leisten, dass das verletzte oder das in andere Verhältnisse gebrachte Tier Handlungen durchführt, die es unter normalen Verhältnissen niemals durchführen würde; nach unserer Ansicht können diese Handlungen nur unter Berücksichtigung der Ontogenese und der Phylogenese der betreffenden Art und Gattung ihre Erklärung finden. Wir konstatieren beispielsweise, dass geflügelte weibliche Stockenten, nach dem Schusse sofort untertauchen, während Enteriche dieses Manöver erst vollführen, wenn sich der heranschwimmende Hund in ihrer nächsten Nähe befindet und sie eben fassen will. Die Rebhühner besitzen den angeborenen Sicherungstrieb, dass sie sich vor ihren Feinden an Boden drücken und zwar selbst auf Feldern, die durchaus brach liegen; das geflügelte Rebhuhn bleibt nun zwar auch, wenn es in etwas hohes Gras oder in einen dichten Kartoffelacker gefallen ist, an Ort und Stelle liegen und drückt sich an Boden; fällt es dagegen auf offenem oder wenig bedecktem Felde, so sucht es hier vorerst keine Deckung, sondern läuft, ähnlich wie es beispielsweise die Steppenhühner machen, so schnell als es ihm nur möglich ist,

dem nächsten Orte zu, der Schutz bietet. Statt dass geflügelte graue Fischreiher auf ihren langen Stelzbeinen fortspringen, bleiben sie ganz plattgedrückt auf dem offenen Brachfelde liegen und es bilden dann der Schnabel, der Kopf und der Hals nur eine lange, gerade Linie; ihre unversehrten, nahen Verwandten, der Zwergreiher, die Rohrdommel, nehmen bekanntlich in für sie gefährlichen Situationen die nämliche, starre Körperhaltung ein. Geflügelte Bekassinen dagegen, welche sich, unter normalen Verhältnissen, gerade so fest wie ein Rebhuhn an Boden drücken, ergreifen stets die Flucht und benehmen sich dann vollständig wie ihre Verwandten, die Uferschnepfen, die Wasser- und die Strandläufer. Die Haussperlinge benützen als Nistort mit Vorliebe Höhlungen oder sie nisten in das Astwerk von stark wuchernden Kletterpflanzen, welche eine Mauer oder die Fassade eines Hauses überziehen; in der Rosegg sind es besonders Efeuwände, welche zu diesem Zwecke verwendet werden. Vor einigen Jahren waren wir nun aber genötigt, das Efeu vielfach zu lichten und nun bauten unsere Haussperlinge auf den umliegenden hohen Bäumen, wie Weymuthskiefer, Birnbäume u. s. w. ganz freistehende, unförmliche Nester; durch die Not gezwungen, wurden bei ihnen wieder alte, längst vergessene Gewohnheiten wachgerufen.

In diese Kategorie gehört übrigens das schöne Beispiel, welches Forel (33) unter dem Titel „Psychische Metamorphose eines Hundes“ veröffentlicht hat. Es handelt sich um einen auf der Ebene geborenen Bernhardinerhund, der das Gebirg nie gesehen hat. Der Besitzer nahm ihn nach dem Süden mit, wo er den Winter zubrachte, ließ ihn dort den Sommer hindurch einem Hausdiener und fand ihn wieder am nächsten Winter, so dass er $1^1/_2$ Jahre am Seeufer zubrachte, wo er stets sehr folgsam war, leicht zu überwachen und ein sehr guter Haushund war. Für den zweiten Sommer nahm alsdann der Besitzer seinen ihm nun sehr lieb gewordenen Hund mit sich nach Zermatt, in das schweizerische Hochgebirg. Nun ereignete sich bei diesem Hund eine ganz merkwürdige Veränderung; er wurde unfolgsam und ein unverbesserlicher Landstreicher. Es wurde unmöglich, ihn im Gasthof zu behalten. In aller Frühe verschwand er und wurde dann von Reisenden bald am Gornergrat, bald auf diesem oder jenem Gletscher tagsüber beobachtet. Er folgte nicht den Touristenwegen, sondern irrte aufs Geratewohl herum auf Schneefeldern und kam abends äußerst ermüdet, aber zufrieden heim. Zugleich bekam er Jägergelüste, verfolgte Ziegen und erwürgte einige derselben, so dass Entschädigungen gezahlt werden mussten. Bald war er in der Gegend allbekannt, wurde der Schrecken der kleinen Hirten, die für ihre Ziegen und Schafe sich fürchteten, während die Bergführer und Touristen sich über seine Streiche amüsierten. Dieser Hund hatte sich folglich völlig

umgewandelt und keine Züchtigung konnte ihn mehr bessern. Als er jedoch nach Bordighera zurückkam, wurde er wieder sanft, folgsam, unschuldig und sesshaft.

Dieser Beobachtung fügt Forel u. a. folgende Erläuterung bei: „Es handelt sich hier zweifellos um einen lehrreichen Fall eines erblichen geistigen Atavismus. Der atavistische Bernhardinertrieb wird durch die Bergluft, durch die Berggegend überhaupt, geweckt und wird dann unwiderstehlich.“ Dem Inhalte dieses Satzes können wir nur beipflichten[2]).

Auf Grund unserer Erfahrungen sind wir überhaupt geneigt anzunehmen, dass sich eine große Zahl von auffallenden Handlungen, die wir bei unseren in Gefangenschaft lebenden Vögeln und Säugetieren oder auch vielfach bei unseren Haustieren beobachten, weit besser erklären lassen, wenn wir die Phylogenese und die Ontogenese der betreffenden Art berücksichtigen, als wenn wir kurzerhand glauben, es handle sich hier um ganz neue, auf Intelligenz beruhende Handlungen.

Jedenfalls sollte gerade dieser Abschnitt der vergleichenden psychologischen Forschung weit mehr in erwähntem Sinne gewürdigt, geprüft und ergänzt werden, als dies bis anhin der Fall war.

Die zweite der für uns in Betracht fallenden psychischen Funktion ist das individuell erworbene Selbstbeobachtungs- oder Introspektionsvermögen oder die Fähigkeit, Begriffe zu bilden und nach den Ursachen zu forschen.

In Übereinstimmung mit einer großen Zahl von Autoren (es seien hier hauptsächlich Claparède (16), Dexler (18), Edinger (26), Hitzig (51), James (53), Kassowitz (59), Morgan (71), Ostwald (72), Wasmann (99), Weismann (103), Wundt (105), H. C. Ziegler (109) genannt) sind wir der Ansicht, dass diese psychische Eigenschaft nur dem Menschen zukommt und dass sie dem Tiere vollständig fehlt.

Behufs Erörterung dieses Satzes sei es uns gestattet, folgende Beobachtungen anzuführen:

Unser für die Jagd gut veranlagter und gleichzeitig sehr leidenschaftlicher Vorstehhund[3]) ist auf Grund seiner sensoriellen Assoziationen dahin dressiert, dass er nicht nur schussrein ist, sondern dass er uns auch jeweilen das erlegte Wild apportiert. Dem Tiere ist deshalb zweifellos der Zusammenhang zwischen Erheben der Schusswaffe, Schuss, Fallen der Beute und Apportieren bekannt; da es während vier Jagdperioden regelmäßig benützt wurde, kam

2) Jack London hat in recht hübscher Weise die gleiche Frage als Grundlage seines Romans „Wenn die Natur ruft“ gewählt (Hannover, Adolf Sponholz Verlag, 1907).

3) Ein nunmehr 4 Jahre alter, stichelhaariger Vorstehhund, der in seinem 7. Lebensmonate in unsere Hände gelangte und der seither ausschließlich nur von uns erzogen und geführt worden ist.

es nicht selten in die Lage, uns unsere gewöhnlichen Wildarten zu überbringen; bemerken wollen wir auch, dass der Hund die Aufgabe augenscheinlich mit großer Freude und Genugtuung erfüllt. Aus eigener vielfältiger Wahrnehmung kennt er daher den Zusammenhang zwischen Schuss und Fallen der Beute; da er aber bis jetzt mit Hilfe seiner Sinne noch nie Gelegenheit hatte, an sich selbst die Bedeutung eines Schrotschusses zu erfahren, hat er vor der Flinte gar keine Angst und wir können, ohne dass er irgendwelche Furcht zeigt, gegen ihn die Waffe erheben oder auf ihn beliebig lang zielen. Nehmen wir dagegen die Peitsche zur Hand oder erheben wir einen Stein vom Boden, so wird der gleiche Hund sofort in heftige ängstliche Erregung geraten, da er aus persönlicher Erfahrung die für ihn unangenehme Bedeutung der Peitsche und des Steinwurfs zu würdigen weiß.

Gleichzeitig mit der Feststellung des geschilderten Benehmens unseres Hundes hatten wir Gelegenheit, vor einem noch nicht zweijährigen Kinde, das bis anhin von Flinte und von Schusswirkung keine Ahnung hatte, einen Vogel zu erlegen; das Kind brachte darauf nicht nur die Verletzung des Vogels mit dem gefallenen Schusse in Beziehung, sondern es drückte auch durch seine Geberden und durch die wenigen verständlichen Worte, die es sprach, die Befürchtung aus, dass wir mit Hilfe unserer Flinte auch ihm Schmerzen hätten bereiten können. Im Gegensatze zum Tiere wurde also hier, ohne Hinzutritt einer direkten sinnlichen Wahrnehmung und ohne Beeinflussung von Seite der Umgebung, eine neue Assoziation gebildet, die sich unmittelbar, introspektiv auf die eigene Person bezog.

Diese beiden Mitteilungen sind geeignet, uns den prinzipiellen Unterschied zwischen Psyche des Menschen und Psyche des Tieres klarzulegen. Das Tier ist nur imstande, auf Grund sinnlicher Wahrnehmungen neue individuell erworbene Handlungen durchzuführen; der normale Mensch verfügt dagegen nicht nur über diese Fähigkeit, sondern er ist imstande, neben seinen sinnlichen Wahrnehmungen noch Vergleiche zwischen der Außenwelt und seiner eigenen Person anzustellen. Das Tier lernt nur die Umstände und die Bedingungen kennen, welche mit angenehmen und unangenehmen Empfindungen verknüpft sind; es forscht aber niemals, wie dies beim Menschen der Fall ist, nach den Ursachen und nach dem Zwecke dieser Bedingungen; zur Bildung eines solchen Verständnisses oder eines solchen Begriffes müsste das Tier sich selbst mit der Außenwelt vergleichen können und für das Bestehen eines derartigen Vermögens besitzen wir tatsächlich in der ganzen Wirbeltierreihe nicht eine einzige einwandfreie Beobachtung; zur Bekräftigung dieser Behauptung verweisen wir hier ausdrücklich auf die diesbezüglichen Arbeiten von Hitzig (50) und von Dexler (18).

Bemerken wollen wir auch, dass, nach unserer Überzeugung, das menschliche Sprachvermögen einen Folgezustand des Introspektionsvermögens darstellt und dass deshalb dieser so frühe und nur beim Menschen zur Geltung kommenden psychischen Funktion die Hauptrolle in der ganzen Entwickelung des menschlichen Geistes zuerkannt werden muss.

Es würde uns zu weit führen, diesen Gedanken hier eingehend zu entwickeln, dagegen möchten wir doch betonen, dass wir in unseren Irrenanstalten nicht selten Kranke beherbergen, die ihre Introspektionsfähigkeit und dann auch ihre Sprache verloren haben.

Gestützt auf obige Erörterungen müssten wir, wenn wir hier unseren Vortrag abbrechen würden, mit Wasmann konstatieren, dass zwischen Menschen- und Tierpsyche eine unüberbrückbare Kluft vorhanden ist; diese Annahme wäre aber eine unrichtige, denn wir wissen, dass in der Wirbeltierreihe nicht nur die Entstehung des individuell erworbenen Aufmerksamkeits- und Unterscheidungsvermögens, sondern auch die Entstehung des individuell erworbenen Nachahmungsvermögens zu berücksichtigen ist.

Bei der Prüfung dieser Funktion sind aber vorerst alle Formen der Nachahmung zu eliminieren, die auf angeborener Grundlage entstanden sind; dieselben haben ja den Charakter, dass sie sich bei den Vertretern der gleichen Spezies unter allen Umständen in gleicher Weise gestalten und wiederholen; deshalb ist es von Fall zu Fall nicht schwer zu entscheiden, ob die Nachahmung eine angeborene sei oder nicht. Wir wollen auch hier einige Beispiele anführen:

1. Auf angeborene Nachahmung beruht die Art und Weise wie die alten Vögel ihre Jungen erziehen; eine derartige hübsche Beobachtung, die wir aus eigener vielfältiger Erfahrung bestätigen können, hat Aeschbacher (1) folgendermaßen beschrieben: „Eines bleibt mir ewiglich in Erinnerung: der von uns beobachtete Unterricht, den ein Wanderfalkenpaar seinen Jungen im Auffangen der Beute gab. Ich erwähne hier noch eine Beobachtung, die vorgängig genannt werden muss. Es hatte mir geschienen, das Männchen habe sich den Burgdorfermarkttag gemerkt, der Donnerstag, denn nur an diesem Tage konnten wir bemerken, wie es seinem brütenden oder Junge hütenden und pflegenden Weibchen vom genannten Orte Beute zutrug. Sich offenbar die Ungeschicklichkeit der „Zübeler“ zunutze ziehend, fing es diesen die auf dem Marktplatze entflogenen und sich in den Lüften orientierenden Tauben weg, kam mit dem mit unfehlbarer Sicherheit geschlagenen Opfer gegen Oberburg zu, wo sich an bewusster Gibelfluh der seit langen Jahren bezogene Horst befindet. Doch schon auf der Hälfte Wegs zu diesem lässt das Männchen einen durchdringenden Pfiff (Ruf würden wir schreiben) ertönen, das Weibchen versteht diesen, kommt in

etwas tieferer Höhenlage entgegen, das oben befindliche Männchen lässt die Beute fahren und ist in Beziehung der Geschicklichkeit seines Weibchens so sehr im klaren, dass es längst rechtsumkehrt gemacht hat, wenn dieses die entgegengeworfene Taube richtig aufgefangen hat. Einige Wochen später: Die Jungen werden mit des Tages Müh und Sorgen bekannt gemacht. Hier, auf einer abgelegenen Waldwiese, resp. über derselben, war es nun, wo mein Großvater und ich das Vergnügen genießen konnten, dem äußerst interessanten Unterrichte, den Raubvögel ihren Jungen im Einfangen von Beute erteilen, zusehen zu können.

Das Männchen naht mit einer Beute; es bekundet seine Ankunft wieder durch einen Pfiff, das Weibchen erhebt sich mit den Jungen vom Tannwipfel in die Lüfte. Gewährt schon der Anblick eines einzelnen Falken ein herrliches Vergnügen, wie erst, wenn fünf beisammen sind! Nun schraubt sich das Männchen mit seinem Opfer in die Höhe, die Jungen suchen es einzuholen, doch lange vorher hat der Papa die Taube fahren lassen, um den senkrecht unter ihm sich befindenden Sprösslingen Gelegenheit zu geben, sich im Fangen fliegender Beute zu üben. Dies gelingt ihnen lange nicht und das hat auch die besorgte Mama vorausgesehen, denn blitzschnell ist sie bereit, den toten Vogel in Empfang zu nehmen; dies alles geschieht bei diesen gewandten, ich möchte sagen edlen Räubern im Fluge und kaum vermögen unsere Augen dem in großer Eile sich abwickelnden Schauspiele zu folgen, denn schon ist das Weibchen zu oberst, das Männchen nun unten, die Jungen, laut schreiend vor Erregung, müssen sich stets in der Mitte halten und wird oben die Beute so oft fahren gelassen und zu unterst wieder aufgefangen, bis es einem der hoffnungsvollen Kinder gelingt, den Preis zu erhaschen.“ Hinzufügen wollen wir noch hier, dass die an der Balmfluh bei Solothurn horstenden Wanderfalken diesen Unterricht ihren Jungen zuerst in der Nähe des Felsens erteilen, dieselben aber, je größer und gewandter sie werden, immer weiter vom Gebirge und zuletzt bis weit in die Aarebene hinauslocken, um ihnen erst dort die Beute in der Luft erhaschen zu lassen.

Weitere Beispiele über den sorgfältigen Unterricht, den die Eltern vieler Arten von Säugetieren und von Vögeln ihrer Nachkommenschaft erteilen, finden wir zur Genüge in der Literatur, insbesondere in den Werken von Brehm und von Naumann, verzeichnet; wir begnügen uns daher, hier auf die diesbezüglichen Abschnitte dieser Werke hinzuweisen. (Schluss folgt.)

Hans Przibram, Experimentalzoologie.

Eine Zusammenfassung der durch Versuche ermittelten Gesetzmäßigkeiten tierischer Formen und Verrichtungen. I. Embryogenese (Eientwickelung). 125 S. u. XVI lithographische Tafeln. 1907. II. Regeneration (Wiedererzeugung). 338 S. u. XVI lithographische Tafeln. 1909. III. Phylogenese (Artbildung) inklusive Heredität. 315 S. u. XXIV lithographische Tafeln. 1910. Leipzig und Wien. Franz Deuticke.

Die experimentelle Richtung in der Zoologie gewinnt mit jedem Tage an Interesse und an Boden. Die Forscher beschäftigen sich immer mehr und mehr mit den experimentellen Fragen und wollen die Probleme experimentell lösen. Diesen Eindruck hat man auch vom VIII. Internationalen Zoologenkongress gewonnen. Man kann nicht sagen, dass die experimentelle Richtung die deskriptive verdrängt, wohl aber bietet sie neue Probleme, neue Gesichtspunkte und neue Fragestellungen. Die Regulationen, die Parthenogenese, die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften, die Bastardierung, Vererbungsregeln, Mendelismus, die Geschlechtsbestimmung sind alle Lieblingsgegenstand der experimentellen Zoologie und wer kann das größere Interesse und Bedeutung dieser Fragen als das der rein morphologischen leugnen?

Wir haben eine gesamte Darstellung der experimentellen Zoologie bisher nicht gehabt. Morgan hat in verschiedenen Werken einzelne Gebiete der experimentellen Zoologie bearbeitet, aber hat kein zusammenfassendes Werk geschrieben. Alle anderen Lehrbücher oder Handbücher umfassen einzelne Teilgebiete und sind meistens unvollständig. Die erste vollständige Darstellung der experimentellen Zoologie wird Przibram in seiner „Experimentalzoologie" geben. Sie soll fünf Bände umfassen und bisher sind drei erschienen. Przibram hat drei Ziele verfolgt: erstens soll dem Studierenden die Möglichkeit geboten werden, einer zusammenhängenden Übersicht über die zoologischen Versuche zu gewinnen; zweitens dem Forscher ein Nachschlagewerk an die Hand gegeben werden, in dem er mit annähernder Vollständigkeit sowohl die Literatur als auch die bereits vorliegenden Ergebnisse eines gesuchten Problems finden kann und drittens den Lehrern an den Hochschulen die Ausarbeitung von Vorlesungen über Experimentalzoologie erleichtert werden. Dagegen hat Przibram weder auf die Technik der zoologischen Experimente noch auf die Kritik der entwickelungsmechanischen und vitalistischen Theorien, noch auf die Darlegung der Wege und der Zwecke der Experimentalzoologie Rücksicht genommen.

Diesen Zielen entsprechend hat Przibram mit möglichster Objektivität alle jene Auffassungen wiedergegeben, die den gegenwärtigen Stand der verschiedenen Fragen im allgemeinen entsprechen dürften und wir können mit ziemlicher Sicherheit sagen, dass Przibram die objektive Darstellung auch gelungen ist.

Von den fünf Abschnitten der Experimentalzoologie fehlt noch die Vitalität und Funktion.

In der Embryogenese beschäftigt sich Przibram in neun Kapiteln mit der Befruchtung, Eibau, Richtung der ersten Furche, mitotischen Zellteilung, Anordnung der Furchungszellen, Gastru-

lation, Entwickelungsmechanik der Differenzierung und mit dem Einfluss der äußeren Faktoren.

Als Ursache der Befruchtung bezw. der Entwickelung gibt Przibram folgendes an: Die Ursache, welche den Übergang der ruhenden tierischen Eizelle in einen Zustand fortschreitender Entwickelung veranlasst, ist in einer Beschleunigung der auch im ruhenden Ei vor sich gehenden vitalen Prozesse zu suchen, die bei der Befruchtung (sei es künstliche Parthenogenese oder Besamung) durch Wasserentzug bewirkt wird.

Nach der Betrachtung der Promorphologie der Eier gibt Przibram als Antwort auf die Frage nach der Möglichkeit einer Entstehung von Mannigfaltigkeiten aus den Eiern der Tiere folgenden Satz an: „Bereits vor der Befruchtung ist in den Eiern ein Bau aus verschiedenen Substanzen vorhanden, der die Entstehung einer Mannigfaltigkeit garantiert."

Das nächste Problem ist die Bestimmung der Richtung der ersten Furche und Przibram gelangt zu dem Resultate, dass die Richtung der ersten Furche durch eine senkrechte Ebene auf die Achse der ersten Kernteilungsspindel gegeben ist; die Stellung der letzteren ist bestimmt durch eine Resultierende aus Eistruktur, geometrischer Form und Befruchtungsmeridian, die in den, in verschiedenen Eiern spezifisch realisierten Fällen durch Einsetzen eben der besonderen spezifischen Werte sich ableiten lässt.

Als Resultat der Beobachtungen und Versuche über die Kernwanderung und Plasmastrahlung bei der mitotischen Zellteilung stellt Przibram folgende Sätze auf:

1. Die normale Verknüpfung von Centrosomenteilung, Astrosphärenbildung, Kernspaltung und Dotter-(Zelleibs-)Teilung, vielleicht auch der fortschreitenden Differenzierung der Furchungszellen ist nicht in der Weise zu denken, dass jeweils das voraufgehende Glied dieser Kette die zwingende Ursache für das nächstfolgende abgibt, sondern dass dieselben eher durch eine gemeinsame Ursache nacheinander hervorgerufen werden und dann die typische Entwickelung gemeinsam bergen und weiter

2. die gemeinsame Ursache der mitotischen Erscheinungen liegt in einer lokalisierten Ausscheidung („Verdichtung") einer flüssigen Phase, des Enchylemmas und den durch die Flüssigkeitsverschiebungen bedingten Umordnungen eines monozentrischen in ein dizentrisches Oberflächenspannungssystem.

Die experimentellen Ergebnisse über die Anordnung der Blastomeren in den ersten Furchungsstadien, dann auch in der Morula und Blastula fasst Przibram folgendermaßen zusammen: Die zweite und die weiteren Furchen beruhen auf einer rhythmischen Wiederkehr des für die erste Furche maßgebenden Stoffverhältnisses, indem der Eintritt von Sauerstoff den Fortgang des Stoffwechsels bedingt, dessen Intensität also mit der Veränderung des Verhältnisses von resorbierender Oberfläche zu assimilierendem Volumen wechselt und der Anwesenheit antagonistischer Stoffe, die teils das völlige Auseinanderweichen der Blastomeren verhindern (Calcium), teils eine gewisse Auflockerung gestatten (Natrium).

Die Anordnung der Blastomeren beruht auf dem Plateau'schen Gesetze der kleinsten Oberfläche, nach welchem die Flüssigkeitstropfen sich aneinanderlegen, wobei Abweichungen auf Eiteile abweichender Konsistenz zurückzuführen sind, welch letztere namentlich auch für die verschiedene Größe der gebildeten Blastomeren verantwortlich ist (Balfour's Regel).

Blastulation und Gastrulation beruhen auf chemotaktischen Wirkungen, die, durch Stoffwechselprozesse ins Werk gesetzt, nicht allein passiv-mechanische Veränderungen, sondern auch aktive Wanderungen von Zellen veranlassen.

Die entwickelungsmechanischen Ergebnisse über die Lokalisation von Anlagen der einzelnen Embryonalorgane im befruchteten Ei sind nach Przibram folgendermaßen zusammenzufassen: In verschiedenen Eizonen sind verschiedene chemische Stoffe vorhanden, die normalerweise die Differenzierung der verschiedenen Organe in ihren Bezirken, oder wenn sie durch die Furchungs-, Gastrulations- und späteren Bewegungsvorgänge anderswohin verteilt werden, an diesen neuen Stellen veranlassen. Diese prospektive Bedeutung der Blastomeren führt, wenn bei Verminderung des Eimaterials keine Umordnung der Stoffe stattfinden kann, zu einer Selbstdifferenzierung der Teilbildungen, wodurch Halb-, Viertel-, Achtel-... Bildungen entstehen; wenn hingegen eine Umordnung des Einhaltes in der Weise möglich ist, dass wieder alle Stoffe in gegenseitiger Lage, wie im unverletzten Ei angeordnet erscheinen, so entstehen Ganzbildungen in einem proportional verkleinerten Maßstabe: die prospektive Potenz solcher Blastomeren ist größer als ihre prospektive Bedeutung.

Vergleichen wir den Einfluss, welchen die äußeren Faktoren auf die Embryogenese der Tiere ausüben, mit den inneren Entwickelungsfähigkeiten der tierischen Eier, so finden wir, was auch die Versuche zeigen, zwar chemische Zusammensetzung, Feuchtigkeit und Konzentration des äußeren Mediums, Wärme und bis zu einem gewissen Grade manchmal Schwerkraft und Beleuchtung notwendig für den normalen Ablauf der Embryonalentwickelung; allein oft können innerhalb sehr weiter Grenzen die äußeren Bedingungen schwanken, ohne dass die typische Entfaltung der tierischen Form unterbliebe. Die natürlichen Verhältnisse sind nicht einmal immer die günstigsten: es sei an dem Einfluss von Alkali im Seewasser, von violettem und blauem Lichte gegenüber weißem hingewiesen. Darum kann man nach Przibram nach den Versuchen über den Einfluss der äußeren Faktoren folgendes sagen: Der Einfluss der äußeren Faktoren tritt gegenüber den inneren Bildungsfaktoren der tierischen Embryogenese in den Hintergrund, so dass diese im allgemeinen als eine fast vollkommene Selbstdifferenzierung im Sinne Roux' bezeichnet werden kann.

In dem zweiten Teile der Experimentalzoologie bringt Przibram zunächst in deskriptiver Darstellung der durch die Experimente ermittelten Tatsachen der Regenerationserscheinungen aus dem ganzen Tierreiche und dann gibt er eine allgemeine Zusammenfassung der Ergebnisse. Die acht Kapitel behandeln übersichtlich die Regenerations-

erscheinungen bei Einzelligen, Pflanzentieren (Coelenteraten), Stachelhäutern (Echinodermata), Würmern (Vermes), Gliederfüßern (Arthropoda), Weichtieren (Mollusca), Urchordatiere (Urochordata) und Wirbeltieren (Vertebrata). Man kann nur durch Lektüre des Buches sich von der Fülle des Materials eine Vorstellung machen; wir können uns nicht in die Schilderung dieser Einzeltatsachen einlassen. Nur möchten wir aus der allgemeinen Zusammenfassung die Hauptsätze herausgreifen, um den Lesern dieses Blattes einen Einblick in die Vorstellungen Przibram's über die Regenerationserscheinung bei Tieren zu bieten.

Auf drei verschiedene Arten können Teile des Tierkörpers verloren gehen; erstens durch den regelmäßigen Verbrauch bei der Abnützung der Organe, wie bei unserer Oberhaut, bei den Nägeln derHunde, bei der Häutung der Arthropoden u. s. w.; zweitens durch einen Reflexakt, mittels dessen manche Tierkörperteile an bestimmten Stellen („präformierte Bruchstellen") abzutrennen vermögen, wenn sie angegriffen werden, die sogen. „Autotomie" (Eidechsenschwanz, Krebsschere); drittens durch einen äußeren zufälligen oder beabsichtigten Eingriff ohne aktive Beteiligung seitens des Tieres.

Den ersteren Fall stellt man als „physiologische Regeneration" den beiden anderen als „akzidentellen" Regenerationen gegenüber.

Aus den Versuchen zieht Przibram den Schluss, dass die akzidentelle Regeneration an die normale Wachstumsfähigkeit gebunden ist und sie tritt als eine Beschleunigung der physiologischen Regeneration auf.

Die Regenerationsfähigkeit ist unabhängig von der Verlustwahrscheinlichkeit, der Gebrechlichkeit oder der Lebenswichtigkeit eines Körperteiles, außer wenn diese Umstände physiologische Regeneration begünstigen.

Die Regenerationsfähigkeit ist eine ursprüngliche allgemeine Eigenschaft der Tiere und nimmt mit der zunehmenden phyletischen Höhe der Tiergruppen im Stammbaume ausnahmslos in der Weise ab, dass nahe Verwandte durch eine ähnliche Regenerationsgüte ausgezeichnet sind und die spezialisierten Endzweige weniger regenerieren als ihre Stammgruppen.

Die Regenerationsfähigkeit nimmt mit zunehmendem Alter eines Tierexemplares ab.

Die Regeneration als eine Folge der Störung des physikalischen und chemischen dynamischen Gleichgewichtes betrachtet, erscheint als eine automatische Wiederherstellung der verlorenen Quantität und Qualität.

Die Regenerate entstehen aus den an den Verletzungsflächen verbliebenen Geweben, indem jedes Gewebe die ihm innewohnenden Fähigkeiten weiter betätigt und zur Erreichung des Gesamtresultates, wie bei der Normalentwickelung zur Verfügung stellt.

Die Regeneration ist imstande, bis zur völligen Wiederherstellung des Verlorenen einschließlich sekundärer und primärer Sexualorgane und der Individualcharaktere zu verlaufen, soferne es die onto- und phylogenetische Stufe des Verlustträgers gestattet. Im Verlaufe der Regeneration kann eine Umformung des ganzen Körpers oder bloß kompensatorische Reduktion oder Hypotypie

mit dem Verlorenen korrellierter Teile statthaben, je nachdem auf die eine oder die andere Art der Ganzform leichter nahezukommen ist.

Die Sprossung der neuen Teile findet mit denselben Mitteln wie das normale Wachstum statt.

Die Regeneration verläuft im allgemeinen der Ontogenese parallel, ohne jedoch cönogenetische Stadien zu wiederholen.

Die Regeneration liefert daher konform dem biogenetischen Grundgesetze scheinbare Atavismen, wenn durch Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit Durchgangsstadien länger fixiert bleiben. Namentlich können infolge der wahrscheinlich stets zuerst zentrifugal, dann zentripetal erfolgenden Abgliederungsrichtung Zwischenglieder ausfallen.

Über die Regenerationsgeschwindigkeit ist folgender Satz aus den Versuchen zu ziehen: die Regenerationsgeschwindigkeit wird bestimmt durch die Wachstumsfähigkeit der regenerierenden Region, die Stärke der Formstörung und die äußeren wachstumsbefördernden Faktoren.

Über die Homöosis und die Entstehung der homöotischen Heteromorphosen gibt Przibram den Ausfall eines Ganglions als Ursache an.

Die Ergebnisse der Biotechnik fasst Przibram folgendermaßen zusammen:

a) Regenerate wachsen senkrecht zu jeder Wundfläche, so dass sie bei schiefer Wundfläche zunächst mit der ursprünglichen Wachstumsrichtung einen Winkel bilden (Barfurth's Regel).

b) Die Symmetrieverhältnisse mehrerer Regenerate werden durch die Symmetrieverhältnisse der Wundflächen derart bestimmt, dass die zur Herstellung der Symmetrie eines jeden einzelnen Regenerates notwendigen Teile wieder erzeugt werden (Tornier's Regel).

Daher entstehen durch Spaltung in der Längsachse symmetrische Doppelbildungen, durch Bruch quer zur Längsachse Dreifachbildungen. Bei den Dreifachbildungen liegen demnach alle drei Gebilde in einer Ebene, es stehen je zwei zueinander in Symmetrie und es weist das mittlere, von einer proximal gerichteten Bruchfläche ausgehende Zusatzgebilde, eine zu den übrigen entgegengesetzte Symmetrie auf (Bateson's Regel).

Analoge Polaritätsumkehr (polare Heteromorphose) kommt bei isolierten Strecken aus einer Region ohne regenerative Totipotenz oder bei sehr kleinen Stücken totipotenter Formen vor.

Wie die einfache, akzidentelle Regeneration lassen sich nach Przibram auch die regenerativen Missbildungen auf die allgemeinen Formbildungsregeln der Zellen ohne Heranziehung neuer Hypothesen zurückführen.

In der Phylogenese beschäftigt sich Przibram nach der einleitenden Rekapitulation deskriptiver Deszendenzlehre im ersten Kapitel mit den Kriterien der Art.

Es sind dreierlei Merkmale zur Unterscheidung verschiedener Arten bei den Organismen zu unterscheiden:

1. morphologische, welche sich auf die äußeren oder auf die bei Sektion unmittelbar wahrnehmbaren inneren Formen, Farben u. s. w. zu beziehen;

2. chemische, welche nach einer mit chemischen Methoden vorzunehmenden Prüfung festgestellt werden können;

3. physiologische, welche sich auf das Verhalten zur Umgebung, worunter die Teile des Körpers inbegriffen, beziehen, wie Wärmeproduktion, Bewegungsort u. s. w.

Die Artkriterien gliedern sich weiter in Singulär-, Simultan- und Sukzedankriterien.

Singuläre, morphologische Kriterien sind die Farbe, Form; singuläre, chemische Kriterien, chemische Zusammensetzung, namentlich Eiweiß, kristallisierte Form; physiologische: Temperatur, osmotischer Druck, Bewegungsart.

Die Simultankriterien sind morphologisch Übergangsformen am gleichen Orte, chemisch Präzipitation, physiologisch Transplantation. Die Sukzedankriterien sind morphologisch Aufzucht aus einem Gelege, Nachweis des paläontologischen Zusammenhanges, historische Überlieferung der Abkunft; chemisch: Umwandlung der Konstitution bis zur Gleichheit durch Einwirkung äußerer Faktoren auf den Chemismus; physiologisch: Kreuzungsfähigkeit und Beschaffenheit der Nachkommenschaft.

Die Tierarten weisen nicht bloß in der äußeren Form, sondern auch in chemischen und physiologischen Merkmalen eine gradweise Verwandtschaft auf.

Im zweiten Kapitel der Phylogenese beschäftigt sich Przibram mit den Möglichkeiten ungeschlechtlicher Artübertragung und kommt zu dem Schlusse, dass bei den Tieren kein Fall bekannt ist, in welchem ein abgetrennter und transplantierter Teil nicht mit größter Treue seine Arteigenheit und meist auch die Rassencharaktere bis ins kleinste Detail festgehalten hätte.

Im dritten Kapitel behandelt Przibram die Möglichkeiten geschlechtlicher Artübertragung und schließt, dass auch bei der geschlechtlichen Fortpflanzung für das Zustandekommen bestimmter Tierformen die Art- und Rassenzugehörigkeit der verwendeten Produkte, entweder einer oder zweier Keimzellen maßgebend ist.

Im vierten Kapitel beschreibt Przibram die Versuche über die Bastardierung, Art- und Rassenkreuzung bei Echinodermen, Insekten (Orthopteren, Hemipteren, Neuropteren, Coleopteren, Hymenopteren, Dipteren, Lepidopteren), ferner bei den Mollusken, Fischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern.

Das Thema des fünften Kapitels sind die Vererbungsregeln, vorwiegend Mendelismus. Przibram gibt folgende vorsichtige Formulierung der Tatsachen:

„Die Keimesprodukte bestehen aus einer Anzahl trennbarer Eigenschaftsanlagen, welche bei Kreuzung sich nach den Regeln der Wahrscheinlichkeit kombinieren; bei Rassenmerkmalen zeigt sich meist in der ersten (F_1-) Mischlingsgeneration je ein Rassenmerkmal des einen Elter über ein ihm entsprechendes „allelomorphes“ des anderen dominant und bei Inzucht spalten sich in der nächsten (F_2-) Generation die Nachkommen in je 3 mit dem dominanten zu je 1 mit dem rezessiven Merkmale; bei Artmerkmalen zeigt sich dagegen in der ersten Bastardgeneration fast durchgehends eine Vermischung der Elterncharaktere, wahrscheinlich bloß deshalb, weil die Anlagen einander nicht wirklich „allelomorph“

sind, denn später tritt, soferne eine Nachzucht aus Artbastarden überhaupt zu erhalten ist, doch Aufspaltung unter den Eigenschaften der Enkeln ein.

Über die Erwerbung von Eigenschaften und deren Vererbung sagt Przibram kurz und einfach am Schlusse des sechsten Kapitels und nach der Beschreibung der Versuche, dass die Merkmale der Arten nicht unveränderlich sind, und Veränderungen können auf die Nachkommen übertragen werden.

Wenn wir die Ergebnisse der experimentellen Forschungen über die Wirksamkeit natürlicher und künstlicher Zuchtwahl zusammenfassen, so können wir mit Przibram zu dem Satze gelangen, dass die natürliche Zuchtwahl das Überleben des Passendsten zu bewirken vermag und künstliche Zuchtwahl die Isolation von Linien mit angestrebten Eigenschaften oder Eigenschaftskombinationen herbeizuführen, dass aber Selektionsprozesse allein nicht imstande sind, eine erbliche Steigerung eines Charakters über das Maß der bestausgerüsteten Linie hinaus hervorzurufen oder gar neue Charaktere entstehen zu lassen.

Das Ergebnis der experimentellen Forschungen über Mimikry ist ebenfalls negativ. Wiewohl die Mimikry in manchen Fällen ihren Trägern einen gewissen Schutz zu gewähren scheint, führt die Ausdehnung dieses Prinzips auf eine größere Anzahl von Fällen mehrfach zu Widersprüchen; und darum lässt sich kaum die Erhaltung, keineswegs die Entstehung mimetischer Formen durch die Wirksamkeit der Selektion erklären.

Über die Umformung der Tierwelt durch äußere Faktoren handelt das neunte Kapitel. Przibram begnügt sich, die Rolle der äußeren Faktoren anzuerkennen, indem er ihnen nicht bloß selektive Macht zuspricht, und lässt unentschieden, welchen Weg die Vererbung erworbener Eigenschaften einschlägt.

Die Umformung der Arten erfolgt unter der Einwirkung der äußeren Faktoren in geraden Richtungen. Die durch die äußeren Faktoren hervorgerufenen Veränderungen am gesunden elterlichen Körper können auf einem bisher noch unaufgeklärten Wege in adäquater Weise auch am Keime auftreten, ebenso pathologische Defekte und Instinktvariationen, wobei jedoch ein Erblichwerden bestimmter Lokalisation von Gebrauch, Verstümmelung oder Erinnerungen herrührender Eindrücke nicht einwandfrei nachgewiesen erscheint. Damit schließt der dritte Teil der Experimentalzoologie ab.

Wenn wir berücksichtigen, dass in der „Regeneration“ allein über 2000 Arbeiten bearbeitet worden sind, in der „Phylogenese“ über 1160, und in der „Embryogenese“ 355 Originalabhandlungen, das sind also über 3500, so können wir uns über die kolossale Fülle der zusammengedrängten Tatsachen eine Vorstellung machen, deren biologische Tragweite und Bedeutung die einzelnen herausgerissenen Sätze zeigen.

Dr. Slavko Šećerov.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. – Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. 15. Juni 1911. № 12.

Inhalt: **Hoernes**, Das Aussterben der Arten und Gattungen. — **Greppin**, Naturwissenschaftliche Betrachtungen über die geistigen Fähigkeiten des Menschen und der Tiere (Schluss). — Schwann, Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen.

Das Aussterben der Arten und Gattungen.

Von **Prof. Dr. R. Hoernes** in Graz.

Das Problem des Aussterbens ist in diesem Centralblatt schon vor längerer Zeit durch C. Emery, allerdings nur hinsichtlich der Wirksamkeit der Naturauslese erörtert worden (1). Emery's Ausführungen sind kurz, aber treffend, und mit Recht fasst er ihr Ergebnis mit den Worten zusammen: „Die Naturauslese ist das Gericht letzter Instanz in der Evolution der Organismen. Sie trifft ihre Wahl erst, wenn die Parteien vor sie kommen. Wie der Richter den Verbrecher nur bestrafen, aber nicht verbessern, und bei moralischen Fehlern, sofern sie nicht zu Verbrechen geführt haben, nicht eingreifen kann, so kann die Naturauslese fehlerhafte Organismen nur dann vernichten, wenn ihre Fehler wirklich so groß sind, dass sie für ihren Träger schädlich werden.“ Auch Erich Wasmann, der sonst die Selektionstheorie Darwin's für unhaltbar erklärt, macht die Naturauslese wenigstens für das Aussterben verantwortlich. Er sagt (2): . . . „die Naturauslese vermag wohl Unzweckmäßiges auszumerzen, aber nicht Zweckmäßiges zu erzeugen.“ Auf den zweiten Teil dieses Satzes habe ich hier nicht einzugehen, ich darf mich daher wohl auf die Bemerkung beschränken, dass auch Eduard Cope, der Begründer des Neo-Lamarckismus in der Paläontologie, auf dessen Ausführungen über das Aussterben

wir noch zurückzukommen haben, den Ansichten Darwin's zustimmend, den Kampf ums Dasein und um die Fortpflanzung für einen ausreichenden Grund hält, um das Überleben des Geeignetsten und das Aussterben der Arten zu erklären; aber die Selektion nicht als die wirkliche Ursache der Schöpfung neuer Arten anerkennen will, denn „Das Überleben des Geeignetsten ist nicht die Entstehung des Geeignetsten". Ich hoffe an anderer Stelle Gelegenheit zu finden, auf diese Frage ausführlich zurückzukommen und werde dabei eingehend die von Eduard Cope in zahlreichen Abhandlungen, namentlich aber in der 1895 veröffentlichten Schrift über die Hauptfunktionen der organischen Entwickelung dargelegten Ansichten, zumal sein Gesetz der Nichtspezialisierung (3) zu erörtern haben und zu zeigen versuchen, dass gerade die Ergebnisse der paläontologischen Forschung die Notwendigkeit dartun, zwischen einer übertriebenen darwinistischen ebenso wie einer einseitigen lamarckistischen Auffassung der Deszendenztheorie die richtige Mitte zu halten. Für jetzt aber möchte ich diese Notwendigkeit lediglich hinsichtlich des Problems des Aussterbens erörtern.

Dieses Problem ist schon so vielfach durch Paläontologen und Biologen besprochen worden, dass es fast der Entschuldigung bedarf, wenn es abermals zum Gegenstand einer eingehenden Erörterung gemacht wird. Ich habe daher, als ich 1910 in der Sektion für Paläontologie und Tiergeographie des internationalen Zoologenkongresses über das Aussterben sprach, es für nötig gehalten, ebenso wie in der Vorrede einer seither von mir darüber veröffentlichten Abhandlung (4) zur Motivierung meines Zurückkommens auf einen Gegenstand, der von manchen vielleicht für gänzlich erledigt erachtet werden könnte, zunächst zu zeigen, wie weit die Ansichten der Paläontologen noch heute in dieser Frage auseinandergehen.

Lucas Waagen, der allerdings — worauf ich hier nicht weiter eingehen will — der Deszendenzlehre und den Tatsachen der Paläontologie gegenüber einen sehr eigentümlichen Standpunkt einnimmt, bezeichnet das Problem des Aussterbens der Arten und „ganzer ökonomischer Einheiten der Natur" als ein Rätsel und behauptet von demselben: „Bisher hat sich jeder Erklärungsversuch als vergeblich erwiesen und wir müssen unsere volle Unkenntnis dieser Tatsache gegenüber bekennen (5)." So schlimm steht es nun mit der Lösung dieses Rätsels wohl nicht und zu einem derartigen Ausspruch konnte Waagen wohl nur durch Nichtberücksichtigung alles dessen, was über das Aussterben schon von so vielen Forschern, zumal aber von Cope, Rosa, Depéret überzeugend dargelegt wurde, gelangen. Aber nicht dieser negative Ausspruch Waagen's war für mich Veranlassung, mich mit dem Problem des Aussterbens näher zu beschäftigen, sondern vielmehr die einander diametral gegenüberstehenden, durch ausführliche Darlegungen erläuterten

Äußerungen, welche zwei so namhafte Paläontologen wie Charles Depéret und Gustav Steinmann über dieses Problem in den letzten Jahren veröffentlichten. Charles Depéret's 1907 erschienenes Werk „Les transformations du monde animal", dessen einleitenden Abschnitt Professor Fritz Frech mit Recht für das Beste erklärt, was bis jetzt vom geologisch-paläontologischen Standpunkt über die Deszendenzlehre geschrieben worden ist, wurde nach der zweiten Anflage von Richard N. Wegner 1909 in deutscher, von Depéret autorisierter Übersetzung herausgegeben (6). Wir finden hier S. 180—255 einen eigenen Abschnitt, in welchem die Ursachen für das Aussterben der Arten in vier Kapiteln: „Das Gesetz der Größenzunahme innerhalb der Stammbäume", „Das Gesetz von der Spezialisierung der Stammbäume", „Regressions- und Konvergenzerscheinungen", „Das Aussterben der Arten und Gruppen" erörtert werden. Ich möchte gleich hier bemerken, dass der Ausspruch, zu welchem Depéret schließlich gelangt: „Der Mechanismus des Vorgangs beim Aussterben der Arten fängt also an immer klarer zutage zu treten", mir vollberechtigt scheint. Ich möchte aber auch hinzufügen, dass Depéret's „Gesetze der Paläontologie" ebensowenig wie die bekannten Haeckel'schen Entwickelungsgesetze streng genommen diesen Namen verdienen, da die Bezeichnung „Gesetz" eigentlich für solche Regeln nicht zutrifft. Wir können sie schlechterdings nicht mit den allezeit gültigen Gesetzen der Physik vergleichen, die keine Ausnahmen zulassen, während wir es hier gerade so wie bei den Regeln der Sprache, die ja auch die unendliche Mannigfaltigkeit lebender Organismen aufweist, mit zahlreichen Ausnahmen zu tun haben. Freilich bestätigen die Ausnahmen nur die Regel. Es ist aber gut, sie zu berücksichtigen, um vor dem Irrtum bewahrt zu werden, ein allgemein gültiges Gesetz dort zu erkennen, wo es sich doch nur um Vorgänge handelt, die zumeist nach einer Regel verlaufen, aber auch Abweichungen erkennen lassen, wie sie z. B. gleich bei dem ersten der Gesetze, die Depéret als Ursachen für das Aussterben der Arten als „Gesetz von der Größenzunahme innerhalb der Stammbäume" anführt, zu erkennen sind.

G. Steinmann hat sich schon 1899 in einer bei Übernahme des Prorektorates zu Freiburg gehaltenen Rede über Paläontologie und Abstammungslehre sehr entschieden gegen die herrschenden Ansichten über monophyletische Entwickelung und über das Aussterben durch Konkurrenzkampf ausgesprochen (7); ausführlicher hat er seine Auffassung über die Entwickelung der organischen Welt in einem 1908 veröffentlichten Buch über die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre niedergelegt (8), welches bald nach seinem Erscheinen Gegenstand der heftigsten Angriffe zumal durch Karl Diener und Otto Jaekel wurde. Im Gegensatz zu

diesen, meines Erachtens nicht in allen Punkten gerechtfertigten Angriffen wurde das Steinmann'sche Buch durch Ernst Koken in einem ausführlichen Referate eingehend gewürdigt (9). Gleich Koken möchte ich das Werk Steinmann's keineswegs als ein Gift betrachten, das sorgsam unter Verschluss gehalten werden müsste, sondern als ein Ferment, welches geeignet ist, vielfache veraltete Meinungen zu beseitigen und für neue, besser zu begründende Platz zu schaffen. Ich betone das ganz besonders, weil auch ich keineswegs mit all den neuen, von Steinmann behaupteten Verwandtschaftsbeziehungen einverstanden sein kann und gerade hinsichtlich des Aussterbens vieler Formen im Gegensatz zu Steinmann die durch Depéret vertretenen Ansichten teile.

Steinmann geht in seinem Buche von einem Ausspruch Lamarck's aus, den er seinen Ausführungen auch als Motto vorangestellt hat: „Les races des corps vivants subsistent toutes malgré leurs variations." Er glaubt ebenso wie Lamarck an kein Erlöschen von Gattungen und Arten, an keinen „Rassentod". Er kennt nur zwei Vorgänge in der Natur, welche den Bestand an Organismen bis zur Vernichtung beeinflussen: die geologischen und klimatischen Veränderungen, welche jederzeit wirksam gewesen sind, so lange überhaupt Leben auf der Erde besteht, und die ausrottende Tätigkeit des Menschen, von der er glaubt, dass sie schon zur mittleren Tertiärzeit begann. Den geologischen und klimatischen Veränderungen erkennt er nur eine beschränkte Wirksamkeit zu, er vergleicht ihre Tätigkeit mit der Arbeit eines Gärtners, der eine üppig wuchernde Baumgruppe regelmäßig hier und dort stutzt oder ausästet, ihr natürliches Wachstum aber nicht einengt, den Menschen aber nennt er geradezu einen Verwüster der Tierwelt. Jeder Vergleich hinkt und so auch dieser. Auch der Gärtner hat zuweilen nicht bloß Messer und Schere nötig, sondern muss zur Axt greifen, um einen Baum, der allzu üppig wächst und seine Nachbarn zu erdrücken droht, gänzlich zu entfernen oder einen anderen, der durch Alter oder schädliche Einflüsse morsch geworden ist, auszurotten. Auch die geologischen und klimatischen Veränderungen haben zuweilen, was übrigens ja Steinmann selbst zugibt, als ausrottende Faktoren gewirkt und zwar in recht ausgiebiger Ausdehnung. Der ausrottenden Tätigkeit des Menschen widmet Steinmann einen eigenen Abschnitt in seinem Buche. Manche dort ausgesprochenen Meinungen sind gewiss berechtigt und ich glaube zumal, dass Steinmann mit Recht gegen die von Melchior Neumayr ausgesprochene Meinung von der unbekannten Ursache des Verschwindens vieler Tiere der Diluvialzeit (10) ausführt, dass die großen diluvialen Säugetiere zum größten Teil durch den Menschen ausgerottet wurden. Er verlegt aber die ausrottende Tätigkeit des Menschen viel weiter zurück, in die Tertiärperiode,

weil er auf Grund der Rutot'schen „Eolithen" annahm, dass der Mensch oder ein Vorfahre desselben, der bereits Steine zu gewollten Werkzeugen zuzuschlagen wusste, schon im Mitteloligozän existierte, ein Irrtum, von welchem Steinmann mittlerweile selbst auf Grund eigener Untersuchungen an den belgischen Fundstätten der oligozänen „Eolithen" zurückgekommen ist (11). Der Grundfehler in Steinmann's geistreichem und in vieler Hinsicht neue Gesichtspunkte eröffnendem und jedenfalls sehr wertvollem Buche liegt meines Erachtens darin, dass er nicht zugeben will, dass in den Gattungen und Arten selbst, wie dies schon Giovanni B. Brocchi aussprach, der ihnen nur beschränkte Lebensdauer zuerkennen wollte, der Keim ihres Aussterbens gelegen ist. Cope's „Doctrine of the unspecialized", Rosa's „legge della variazione progressivamente ridotta" liefern meines Erachtens in den meisten Fällen des Aussterbens den Schlüssel zur Auflösung des Rätsels.

Ich habe in der bereits erwähnten, vor kurzem als Festschrift der Grazer Universität veröffentlichten zusammenfassenden Erörterung des Problems (4) zu zeigen versucht, dass Depéret's Ausspruch, der Mechanismus des Aussterbens trete immer klarer zutage, vollkommen berechtigt ist. Es sei gestattet, den von mir dabei eingeschlagenen Weg zu skizzieren und die wesentlichsten Ergebnisse der Erörterung der mannigfachen, mit dem Problem des Aussterbens zusammenhängenden Fragen kurz anzudeuten.

Dem Beispiele Depéret's folgend, der an die Spitze seines Buches über die Umbildung der Tierwelt eine ausführliche Erörterung des historischen Werdeganges der Anschauungen stellt, hielt ich es für zweckmäßig, im ersten Abschnitt die „Historische Entwickelung der Ansichten über ausgestorbene Lebewesen" zu erörtern, weil hierdurch nicht bloß gezeigt werden kann, welchen Männern wir die wesentlichsten Fortschritte auf dem zu erörternden Gebiete verdanken, sondern auch die mannigfachen Probleme, welche dasselbe umfasst und die verschiedenen Auffassungen derselben aufgezählt werden können. Ich bin in dieser Erörterung des historischen Teiles meiner Aufgabe hauptsächlich von den eingehenden Darstellungen Karl A. von Zittels (12) ausgegangen, von welchen ich nur in zwei wesentlichen Punkten abweichen musste. Einmal in der durch Depéret berichtigten Auffassung der Ansichten von Georges Cuvier über die Erdrevolutionen, da Cuvier die Katastrophenlehre keineswegs in jener Schärfe aufgestellt hat, wie sie später durch Alcide d'Orbigny und Louis Agassiz entwickelt wurde, dann in der Wertschätzung des ersten hervorragenden Gegners dieser Lehre: Karl Ernst Adolf von Hoff. Es muss als ein besonderes Verdienst Otto Reich's anerkannt werden, dass er in einer ausführlichen Lebensbeschreibung v. Hoff's und durch eingehende Würdigung seiner Werke die hervorragende

Bedeutung desselben für die Entwickelung der Geologie klargestellt und namentlich gezeigt hat, dass derselbe vor Lyell die Grundlagen der aktualistischen Geologie geschaffen hat und wie sehr Lyell durch v. Hoff's Untersuchungen beeinflusst und gefördert wurde (13). Allerdings wurde v. Hoff's Werk nur von wenigen seiner Zeitgenossen in seiner großen Bedeutung erkannt und gewürdigt, aber mit Recht hebt Reich hervor: „Das erste und tiefste Verständnis für v. Hoff's bahnbrechende Arbeiten empfand Goethe. Ihm, der die Katastrophentheorie, die ‚vermaledeite Polterkammer der Weltschöpfung' verfluchte, war der Gothaer Gelehrte der geistreiche Mann, welcher dem ‚allgemein verrückten Nonsens' ein Ende gemacht und die Bildung der Erdoberfläche auf natürliche Ursachen zurückgeführt hatte." Die Bedeutung der aktualistischen Geologie für die Lehre von der allmählichen Entwickelung des Lebens auf der Erde hervorzuheben, ist wohl überflüssig; mit Recht nannte Edmund von Mojsisovics die Deszendenztheorie nur eine logische Konsequenz der Lyell'schen Geologie (14). Selbstverständlich hatte ich bei Erörterung der historischen Entwickelung der Paläontologie fast ausschließlich jener Autoren zu gedenken, welche sich eingehender mit dem Problem des Aussterbens beschäftigten. Dabei trachtete ich vor allem auch jene zu berücksichtigen, welche in Depérets Werk über die Umbildung der Tierwelt keine oder nur geringe Berücksichtigung fanden, eine solche aber, wie ich glaubte, reichlich verdienen. Ein solcher Autor ist z. B. W. Kowalewsky, der, wenn man auch Cope und Osborn als die eigentlichen Begründer des Neolamarckismus auf paläontologischem Gebiete anerkennen muss, doch in mannigfacher Beziehung hinsichtlich seiner Erörterungen über die mechanische Entwickelung des Gebisses und der Extremitäten der Huftiere (15) als Vorläufer der Neo-Lamarckisten bezeichnet zu werden verdient, der auch durch den Nachweis der Bedeutung der inadaptiven Reduktion der Extremitäten bei erloschenen Zweigen der Huftierstämme wesentliche Beiträge zur Beantwortung der Frage nach den Ursachen des Aussterbens lieferte. Ein weiterer Autor, bei dem ich etwas ausführlicher verweilte, war Karl Vogt, zumal wegen seiner zustimmenden Äußerungen über den zuerst durch Brocchi ausgesprochenen Gedanken einer beschränkten Lebensdauer der Arten (16), der von den meisten Deszendenztheoretikern als vitalistisch zurückgewiesen wurde, obwohl er sich recht wohl mit den in neuerer Zeit von Cope, Dollo, Rosa, Depéret u. a. ausgesprochenen Ansichten über die Beschränkung der Variabilität vereinen lässt.

Im zweiten Kapitel: „Brocchi's Ansicht über die beschränkte Lebensdauer der Arten und der Vitalismus" versuchte ich, ausgehend von der beschränkten Lebensdauer der

Menschen und der höheren Tiere einerseits, der oft behaupteten Unsterblichkeit der Einzelligen andererseits, und von dem durch August Weismann vertretenen Gedanken, dass der individuelle Tod eine Anpassungserscheinung der entwickelteren Lebewesen sei (17), zu zeigen, dass zwischen dem individuellen Tod und dem Aussterben der Arten ein Parallelismus insoferne vorhanden sei, als beide Anpassungserscheinungen und notwendige Folge höherer Entwickelung sind. Dabei konnte ich mich selbstverständlich auf eine eingehende Erörterung des oft in verschiedenem Sinn besprochenen Todesproblems nicht einlassen, sondern musste mich darauf beschränken, auch die gegen Weismann's Ansicht zumal durch Max Hartmann (in dessen 1906 veröffentlichter Schrift (18) sich auch ausführliche Literaturangaben über das Todesproblem finden) geltend gemachten Bedenken zu erwähnen. Hingegen habe ich zu zeigen versucht, dass die Brocchi'sche Ansicht von einer beschränkten Lebensdauer der Arten nicht notwendig vitalistische Anschauungen voraussetzt, sondern recht wohl mit modernen Auffassungen vereinbar ist. Dabei musste der Begriff der „Lebenskraft" besprochen und auf neuere Lebenstheorien wie jene von F. Auerbach (19), die in diesem Centralblatt bereits durch J. Rosenthal zum Gegenstand eingehender Erörterung gemacht wurde (20) sowie auf A. Cohen Kysper's „Vitalmechanik" (21) eingegangen werden.

Im dritten Kapitel: „Cope's ‚Doctrine of the unspecialized' und Rosa's ‚legge della variazione progressivamente ridotta' wird zunächst bemerkt, dass der Grundgedanke der Nichtspezialisierung der Stammformen und der beschränkten Variation schon vor Cope und Rosa von manchen Autoren, so zumal von R. A. Wallace, von Marion und Saporta sowie von C. Emery ausgesprochen wurde. Sodann wird Cope's 1896 veröffentlichte Abhandlung über die wichtigsten Faktoren der organischen Entwickelung (3) besprochen, die Phylogenie des Menschen, welche Cope als das beste Beispiel für seine Lehre der Nichtspezialisierung anführt, erörtert und die Bedeutung dieser Lehre für das Aussterben der Arten, Gattungen und Gruppen dargelegt. Diese Lehre entspricht nahezu dem von Daniele Rosa 1899 aufgestellten Gesetz der fortschreitenden Beschränkung der Variabilität (22); doch hat dieses weitere Geltung, da es sich auch auf Formen erstreckt, die im Sinne Cope's nicht als spezialisiert bezeichnet werden können. Ich möchte hier bedauernd bemerken, dass ich in Unkenntnis des Umstandes, dass Rosa's bedeutungsvolle Abhandlung auch durch eine gute deutsche Übersetzung zugänglich gemacht wurde (23), seine Ausführungen stets nach dem italienischen Original zitiert habe. Im allgemeinen stimme ich den durch Rosa vertretenen Ansichten vollkommen zu und weiche nur in Einzelheiten von denselben ab. So möchte ich z. B. mit Steinmann die Panzerganoiden

nicht für gänzlich erloschen halten. Steinmann will als ihre Nachkommen die Störe bezeichnen, bei denen sich der Panzer rückgebildet hätte. Zur Unterstützung dieser Meinung möchte ich darauf hinweisen, dass bei *Accipenser* zuweilen überzählige Reihen von Hautknochen vorkommen. Einen solchen Fall, der zweifellos einen interessanten Rückschlag darstellt, hat beispielsweise August v. Mojsisovics beschrieben (24). Eine etwas belangreichere Meinungsdifferenz bezieht sich auf die — auch durch Dollo vertretene — Ansicht von der Nichtumkehrbarkeit der Entwickelung. Ich vermag dieselbe nicht als ein allgemein gültiges Gesetz, sondern nur als eine Regel anzuerkennen, von der es jedoch Ausnahmen gibt, wofür ich einige Beispiele anführe, von denen mir jenes durch E. Koken (25) erörterte, von der rückläufigen Umgestaltung der Endphalangen der von Osborn als *Ancylopoda* zusammengefassten klauentragenden Huftiere des älteren und mittleren Tertiärs (*Chalicotherium* und *Artionyx*) das lehrreichste zu sein scheint.

Im vierten Kapitel: „Depéret's ‚Gesetze der Paläontologie' erörterte ich zunächst, dass und warum die biologischen Regeln nicht mit den Gesetzen der Physik vergleichbar sind. Das ‚Gesetz' der fortschreitenden Größenzunahme innerhalb der Stammreihen stellt nur eine Regel dar, die zahlreichen Ausnahmen unterworfen ist. Manche derselben, wie sie z. B. eine Anzahl kleiner von mir aufgezählter Gasteropodenformen der sarmatischen Stufe erkennen lassen, die von größeren Typen der vorangegangenen Stufe der Vindobonien abzuleiten sind, lassen sich ohne Schwierigkeit durch besondere äußere Einflüsse — im angeführten Beispiel durch den variablen Salzgehalt des sarmatischen Binnenmeeres — erklären, in anderen Fällen bleibt die Erklärung zweifelhaft, wie z. B. bei dem Vorkommen auffallend kleiner Zwergrassen ausgestorbener Wirbeltiere auf Inseln, z. B. der *Elephas melitensis* auf Malta und des *Elephas mnaidariensis* auf Sizilien, — eine Erscheinung, die man auch der Ungunst äußerer Verhältnisse, dem Verkümmern infolge ungenügender Ernährung zuschreiben wollte, während Depéret einer anderen, von Miss Bate gegebenen Erklärung zustimmt, nach welcher die Zwergbildung der ausgestorbenen Elefanten der Mittelmeerinseln auf primitive kleinere Rassen des *Elephas antiquus* zurückzuführen wäre. Depéret meint, dass diese primitiven Formen durch geologische Ereignisse auf den Inseln abgesondert wurden und in dieser Isolierung einen besonderen Grund zur Erhaltung ihres primitiven Zustandes fanden, sowie dass ähnliche Gründe zur Auslegung des kleinen *Hippopotamus* auf Madagaskar und des kleinen *Tapirus Bairdi* in Zentralamerika herangezogen werden könnten. Die Cope'sche „Doctrine of the unspecialized" führt Depéret in umgekehrte Form als sein zweites paläontologisches Gesetz: als jenes der Spezialisierung der Stammbäume an. Er zeigt, dass gerade so wie für

das Gesetz der Größenzunahme auch hier die beweiskräftigsten Beispiele von den Wirbeltieren geliefert wurden und erörtert zunächst jene Spezialisierungen, welche keinen andern Zweck haben als eine stufenweise Vervollkommnung der Bewegung. Auf das zunächst von Depéret angeführte Beispiel der Umformung der Huftierextremitäten bin ich nicht näher eingegangen, da mir diese Verhältnisse und die Darlegung des mechanischen Vorganges der Umgestaltung des Carpus, Tarsus und der Metapodien durch Kowalewsky, Cope und Osborn hinlänglich bekannt und unbestritten schien, hingegen habe ich Depéret's Ausführungen über die Anpassungen an das Leben im Wasser einigermaßen ergänzt durch Berücksichtigung der Ausführungen von G. Baur (26), W. Kükental (27) und O. Abel (28) über die *Ichthyosaurus*- und Walflosse, da es mir mit Rücksicht auf die von Steinmann behauptete Abstammung der Delphine, Zahn- und Bartenwale von den Ichthyosauriern, Plesiosauriern und Thalattosauriern (Pythonomorphen) darum zu tun sein musste, zu zeigen, dass diese Flosse in beiden Fällen als eine unabhängige Neugestaltung und nicht als ein Erbstück (bei *Ichthyosaurus* nach Gegenbaur als ein von den Urwirbeltieren ererbtes „Archipterygium", bei den Delphinen nach Steinmann als die von *Ichthyosaurus* ererbte Flosse) betrachtet werden dürfe. Auch in bezug auf die Erörterung der Spezialisierung der Angriffs- und Verteidigungswaffen, welche vielfach exzessiv entwickelt, schließlich ihren eigenen Trägern verderblich wurden, habe ich Depéret's Darstellungen hauptsächlich an der Hand der von Othenio Abel gebotenen Darlegungen (29) zu ergänzen gesucht. Depéret zeigt im 21. Kapitel seines Werkes, wie zahlreich die Gruppen des Tierreiches sind, die zu hoher Blüte gelangten und dann ausstarben, er erörtert, dass die Hypothesen, welche der alten Vorstellung Cuvier's von der Vernichtung der fossilen Arten durch Erdumwälzungen und der genialen Erklärung Darwin's durch den Kampf ums Dasein folgen, zur Erklärung nicht genügen; dass hingegen zwei für das Aussterben sehr wesentliche Umstände sich häufig aus den Gesetzen von der Zunahme der Körpergröße und der einseitigen Ausbildung der Organe ergeben: „Nach den paläontologischen Beobachtungen können wir ganz allgemein feststellen, dass die Riesenformen, welche zugleich sehr einseitig ausgebildet sind, niemals bei Beginn, sondern allein gegen Ende der Stämme angetroffen werden." Depéret hebt die seltsame Tatsache hervor, dass sich die Arten einer Gruppe gerade dann am Vorabend ihres Verschwindens befinden, wenn sie das Maximum ihres Gedeihens, sei es in den Größenverhältnissen ihres Körpers, sei es in der Vervollkommnung ihrer Angriffs- und Verteidigungswaffen, die diesen Geschöpfen scheinbar vor allen Feinden Schutz gewähren müssten, erreicht haben: „Jede anscheinend

fortschreitende Entwickelung, jede neue Anpassung ist dann eine Gefahr mehr für das Weiterleben der Form.“ Diese hier durch gesperrten Druck hervorgehobenen Worte Depéret's bilden meines Erachtens den Schlüssel der Frage des Aussterbens.

Die Bemerkung Depéret's, dass Dollo schon 1893 die Gesetze der paläontologischen Entwickelung dahin zusammenfasste, dass die Entwickelung sprungweise vor sich geht, nicht umkehrbar ist und ihre Grenzen hat, veranlasste mich, die schon im dritten Kapitel angeschnittene Frage der Nichtumkehrbarkeit der Entwickelung nochmals zu erörtern und weitere Ausnahmen von dieser Regel anzuführen, wie die regressiven Formenerscheinungen, die bei schwacher Beleuchtung an den Sprossen der *Campanula rotundifolia* sich einstellen und bei zahlreichen Pflanzen nach Erfrieren der ersten Triebe oder nach Entlaubung durch Insektenfraß oder anderen Schadigungen sich finden, wie dies eingehend durch Franz Krašan (30), Konstantin von Ettingshausen (31) und A. Noë (32) von Archenegg untersucht worden ist. Bei *Fagus silvatica* und *Liriodendron tulipifera* erstreckten sich solche Rückschläge bis auf die in der Kreideformation auftretenden Blattformen. Man könnte derartige atavistische Bildungen freilich als bloße Hemmungserscheinungen erklären wollen. Diese Erklärung reicht aber nicht aus bei den Erscheinungen rekurrenter Formenreihen, wie sie die Kreideceratiten und auch manche Gasteropoden — z. B. die Formenreihe der *Melanopsis recurrens* Neum. — nicht bloß an den einzelnen im geologischen Alter verschiedenen Gliedern (Mutationen), sondern selbst an den einzelnen Windungen eines und desselben Gehäuses erkennen lassen. Im allgemeinen aber wird die Nichtumkehrbarkeit der Entwickelung eine Regel darstellen, die ebenso wie das Rosa'sche Gesetz der fortschreitenden Abnahme der Variabilität von wesentlicher Bedeutung für das Aussterben der Arten und Gattungen sein muss. Bezüglich der letzteren äußert sich Depéret allerdings dahin, dass man nicht übersehen dürfe, dass Rosa's Gesetz in gewissem Sinne einen Circulus virtiosus darstelle, denn man könnte ebensogut behaupten, dass, wenn die Stämme am Ende ihrer geologischen Dauer angelangt, sehr wenig variieren, dies daran liegt, weil sie gerade auf dem Wege des Aussterbens sind. Depéret betont, dass die Lebensdauer der Stammreihen keineswegs unbegrenzt ist, wie es die Darwin'sche Hypothese logischerweise verlangt und wie es in allerneuester Zeit von Weismann verfochten wird. Er sagt: „Diese Begrenzung der Entwickelung trat unter dem Einfluss des Zusammenspieles mehrerer Naturgesetze ein, wie bei übermäßiger Körpergröße, krankhaftem Wachstum oder einseitiger Ausbildung bestimmter Organe, durch die Unmöglichkeit einer Umkehr in der Entwickelung, schließlich vielleicht auch in

einem bestimmten Grade bei einer fortschreitenden Abnahme der Variabilität."

Im fünften Kapitel: „Steinmann's Lehre von der Persistenz der Rassen" musste ich zunächst auf die Behauptung eingehen, dass natürliche Ursachen, geologische und klimatische Veränderungen sowie der Kampf ums Dasein nur in geringem Grade die Mannigfaltigkeit des organischen Lebens beschränkt hätten, während der Mensch schon von der Mitte der Tertiärformation an eine umfassende zerstörende Tätigkeit entfaltete. In Beziehung auf den letzteren Punkt konnte ich, da ich wiederholt der Beweiskraft der Rutot'schen Eolithen entgegengetreten bin (33), mit Genugtuung feststellen, dass Steinmann selbst, nachdem er in Belgien die Lagerstätten der oligozänen Eolithen Rutot's besucht hatte, über diese angeblichen Artefakte anderer Meinung geworden ist. In bezug auf die angeblichen noch heute fortlebenden altertümlichen Säugetiertypen sah ich mich namentlich veranlasst, gegen die von Steinmann behauptete Ableitung von *Trichecus* aus *Dinoceras* (*Loxolophadon*) Stellung zu nehmen. Hingegen mag Steinmann Recht haben, wenn er in *Diprotodon* einen Nachkommen der patagonischen Pyrotherien erblickt und, da *Diprotodon* in Australien wahrscheinlich erst in jüngster Zeit durch den Menschen ausgerottet wurde, sagt, dass der Pyrotherienstamm nicht aus natürlichen Ursachen erloschen sei, sondern vom Menschen vertilgt wurde. „Wenn uns aber — meint Steinmann — „die Funde von *Diprotodon* in Australien zufällig nicht bekannt wären, würde man *Pyrotherium* zu den Geschöpfen rechnen, die wegen ‚zu bedeutender Körpergröße' oder wegen ‚Unfähigkeit weiter zu variieren' oder wegen ‚ungenügender oder zu sehr spezialisierter Organisation' naturgesetzlich hätten verschwinden müssen. Ein warnendes Beispiel, wie vorsichtig wir derartige Erklärungen benützen sollten!" Auch hierin mag Steinmann recht haben. Gewiss ist Vorsicht geboten, aber nicht allein gegenüber Erklärungen des Erlöschens, wie sie uns bisher durch Cope und Marsh, durch Rosa und Depéret geboten wurden, sondern auch, und in vielleicht noch höherem Grade, gegenüber manchen der Ausführungen Steinmann's über die Fortexistenz vieler bisher für erloschen gehaltenen Arten, Gattungen und größerer Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches. Dies gilt wohl vor allem hinsichtlich der Behauptung, dass alle Sporenpflanzen der paläozoischen Zeit, von denen die meisten als erloschen gelten, noch heute in veränderter Gestalt, als Dikotyledonen, Monokotyledonen und Gymnospermen fortbestehen. Für Steinmann sind Gymnospermen, Monokotyledonen und Dikotyledonen nur Entwickelungsstufen und die Dikotyledonen ein Erzeugnis gleichsinniger Umbildung durch geologische, klimatische und biologische Vorgänge, die sich an allen Pteridospermen der paläozoischen Zeit in ähn-

licher Weise geltend gemacht haben. Das soll auch durch eine Stammtafel bewiesen werden, in der es gewiss am meisten befremdet, dass die Casuarineen vermittels der Gramineen aus den Calamiten und die Cactaceen aus den Sigillarien abgeleitet werden. Die habituelle Ähnlichkeit gewisser Cactaceen und der Sigillarien ist schon durch Corda und Steininger betont worden, sie wird aber durch Steinmann ganz besonders hervorgehoben und durch den Hinweis darauf erläutert, dass die einzelnen Gruppen der Sigillarien: *Rhytidolepis*, *Tesselata* und *Favularia* in bezug auf Blattstellung und -verteilung sowie Polsterbildung ihr Analogon bei bestimmten Gruppen der Cactaceen haben. Hier wie auch bei dem Auftreten von „Wechselzonen" an Sigillarien und Cactaceen-Stämmen handelt es sich meines Erachtens nicht um Eigentümlichkeiten, welche geeignet wären, die Stammesverwandtschaft nachzuweisen, sondern lediglich um Erscheinungen, welche bei ganz verschiedenen Stämmen in analoger Weise auftreten können. Die Ausführungen Steinmann's über die Entstehung der Cactaceenblüte aus der verkürzten ährenförmigen Sigillarienblüte durch Umbildung der Mikrosporangien zu Staubbeuteln, der Makrosporangien zu Samenanlagen haben mich auch nicht für seine Hypothese einnehmen können. Am misslichsten ist es wohl für dieselbe, dass die Sigillarien in der unteren Trias verschwinden und durch so lange Zeiträume keine Spur der einst so verbreiteten „weltweiten" Gruppen übrig bleibt. Steinmann sucht das dadurch zu erklären, dass die Sigillarien zu Beginn der mesozoischen Zeit ihre Lebensweise änderten und zu Xerophyten wurden, wodurch sie für die Erhaltung im fossilen Zustand verloren gingen. Ich glaube aber, dass diese Erklärung nicht ausreicht und dass man das Fehlen von Bindegliedern, das Steinmann so nachdrücklich gegen andere Rekonstruktionsversuche von Stammbäumen geltend gemacht hat, auch hier gegen ihn selbst einwenden kann. Seine Ausführungen über die Blütenbildung verschiedener Pflanzenstämme scheinen mir übrigens viel für sich zu haben und ich möchte ihm darin beipflichten, dass die Entstehung der angiospermen Pflanzen wesentlich in die Zeit des Trias und des Jura fallen, in welcher sich die Pflanzen an ein wechselfeuchtes Klima gewöhnt und von allen trockenen Wohnbezirken der Erde Besitz ergriffen haben, und dass die weitere Ausgestaltung der Blüten der intensiveren Beleuchtung und dem Einfluss der blütenbesuchenden Insekten zuzuschreiben ist. Darin kann ich ihm aber nicht zustimmen, dass sich diese Umbildungen an allen Pteridospermen der paläozoischen Zeit geltend gemacht hätten. Es ist ja möglich, dass es gelingen wird, den genetischen Zusammenhang einer Anzahl von Pteridospermen und Dikotyledonen nachzuweisen, dass aber alle paläozoischen Pteridospermen noch heute in veränderter Weise fortleben sollten, ist von vornherein

ebenso unwahrscheinlich wie die Fortexistenz der Calamiten in den Gramineen und Casuarineen, der Sigillarien in den Cactaceen.

Für die Tierwelt liegen die Tatsachen ähnlich. Ich glaube, dass Steinmann mit Recht einen polyphyletischen Ursprung der heutigen ungestielten Crinoiden, der Antedoniden annimmt und ihren ungeheuren Artenreichtum nicht auf Divergenz aus einer Urantedonide zurückführt, sondern auf gleichsinnige Umbildung, die zahlreiche gestielte Crinoiden älterer Zeit erfahren haben; dass er aber mit Unrecht behauptet, dass alle fossilen Crinoidenformen von so verschiedenem Bau noch heute, nur in moderner Einkleidung fortleben. Es bedarf zweifellos eingehender Untersuchungen, um die Behauptung Steinmann's, dass den Armgerüsten der Brachiopoden jener systematische Wert nicht innewohnt, den man ihnen seit den klassischen Untersuchungen von Davidson und Sueß beimisst, zu bestätigen oder zu widerlegen. Die Beispiele, an welchen Steinmann die Fortexistenz angeblich erloschener Formen (*Orthis*) in mit ganz anderen inneren Einrichtungen versehenen lebenden Typen (*Megerlea*, *Rhynchonellina*, *Kraussina*) zeigen will, haben beim ersten Anblick sehr viel Bestechendes und seine Annahme, dass weitere Vergleichungen der mesozoischen und jüngeren Rhynchonelliden und Terebrataliden mit den angeblich erloschenen Spiriferiden, Atrypiden, Pentameriden, Strophomeniden u. s. w. überraschende Verwandtschaftsbeziehungen ergeben werden, bedarf jedenfalls der Überprüfung. Eine weitergehende Hypothese, dass die Productiden und Coralliopsiden ihre heutigen Nachkommen unter den Tunicaten bei den Salpen und Appendicularien besäßen, während die Ascidien von den Rudisten herzuleiten wären, halte ich aber für unzulässig. Hier hat das Bestreben, schalentragende Formen als Stammformen für solche, welche derselben entbehren, nachzuweisen, offenbar viel zu weit: zum Zusammenwerfen ganz verschieden organisierter Formen mit verschiedener Entwickelungsgeschichte geführt; vielen der Darlegungen aber, die Steinmann in seinem Buche über die Umbildung und Rückbildung der Hartgebilde gibt, möchte ich zustimmen.

(Schluss folgt.)

Naturwissenschaftliche Betrachtungen über die geistigen Fähigkeiten des Menschen und der Tiere.

Von **Dr. L. Greppin, Rosegg, Solothurn.**

(Nach einem Vortrage, gehalten am 30. April 1910 in der Sitzung der Schweiz. Neurologischen Gesellschaft in Genf und am 28. Dezember 1910 in der Sitzung der Schweiz. Zoolog. Gesellschaft in Bern.)

(Schluss).

2. Angeboren ist ferner die Nachahmung der Warn-, Angst-, Zorn- und Lockrufe, welche viele Vögel beim Erscheinen ihrer natürlichen Feinde, während der Nahrungssuche oder während der

Zugzeit ertönen lassen; diese Rufe werden sofort von einer mehr oder weniger großen Zahl anderer Vögel, die durchaus nicht zur gleichen Art oder Gattung gehören, mit ihren, jeder Spezies eigentümlichen Warn-, Angst-, Zorn- und Lockrufen beantwortet.

Am leichtesten können wir solche Beobachtungen anstellen, wenn ein Raubvogel in unseren Anlagen erscheint oder wenn im Spätsommer, im Herbste oder im Winter unsere Zugvögel und unsere Wintergäste sich gegenseitig mit Hilfe ihrer Lockstimme bemerkbar machen und sich dadurch zu immer größer werdenden Gesellschaften versammeln.

3. Auf angeborener Grundlage sichert bekanntlich jedes freilebende Tier bevor es Nahrung zu sich nimmt. Bei den Rabenkrähen und bei einzelnen Saatkrähen, die wir während des Winters vor der hiesigen Anstalt füttern, ist es mit Leichtigkeit nachzuweisen, dass längere Zeit hindurch alle zu Boden geflogenen Individuen der betreffenden Gesellschaft in sichernder Stellung verharren; auf einmal wagt sich nun ein Stück zur ausgestreuten Nahrung hinzu und erst dann folgen alle anderen diesem Beispiele nach. In Anbetracht der Größe dieser Vögel, die mit ihrem schwarzen Gefieder gegen die mit Schnee bedeckte Umgebung scharf abstechen, ist es geradezu ergötzlich, dieses Schauspiel, das sich immer wiederholt, zu betrachten; auch handelt es sich durchaus nicht immer um das nämliche Exemplar, welches mit dem guten Beispiele vorangeht, sondern bald ist es diese, bald jene Krähe, die zuerst mit der Sicherung aufhört.

Übrigens zeigen auch die auf den Bäumen sichernden Haussperlinge, Feldsperlinge, Buchfinken, Goldammer, Amseln ein ähnliches Verhalten, indem anfänglich nur wenige Exemplare zum Futterplatze herunterfliegen und ihnen erst dann das Gros der Gesellschaft nachfolgt.

Ebenso waren wir wiederholt in der Lage zu beobachten, dass sichernde Säugetiere, insbesondere die Wanderratte, dann auch die in der Rosegg so häufige Hausratte stets ein ganz ähnliches Verhalten im Nachahmen ihrer herzhafteren Kameraden darboten.

4. Einige Arten unserer einheimischen Vögel haben den eigentümlichen angeborenen Trieb, sich auffallende ungewohnte Erscheinungen aus nächster Nähe anzusehen; sobald nun ein Individuum dieser Art sich dem betreffenden, seine Neugierde reizenden Gegenstande nähert, können wir versichert sein, dass die anderen Individuen der Gesellschaft sich ebenfalls nähern werden. Nach unserer persönlichen Erfahrung lassen sich, auf Grund dieses Triebes, die sonst so scheuen großen Brachvögel, dann auch vorüberziehende Lachmöven, vielfach bis auf Schussweite heranlocken.

5. Die Gewohnheit des Stellhundes, der sich vorsichtig an das Wild heranschleicht und dann vor demselben steht, ist ebenfalls

als eine angeborene Eigenschaft allgemein bekannt. Junge Tiere sind dagegen meistens beim Vorstehen unvorsichtig und lassen sich vielfach durch ihren auf angeborener Grundlage noch weit entwickelteren Trieb, die Beute direkt zu ergreifen, beeinflussen. Jagen sie dagegen in Gesellschaft eines älteren, durch die Erfahrung ruhig gewordenen Kameraden, so folgen sie seinem Beispiele beim Vorstehen nach und begehen viel seltener einen Fehler.

In eine ähnliche Rubrik gehört das Benehmen des jungen Bernhardinerhundes des Rosegghofes, welcher sich anfänglich fürchtete, in den ca. 60 cm tiefen Bach, der die Anstalt durchzieht, zu springen; sobald er aber unseren Vorstehhund dort baden sah, ging er ihm sofort ins Wasser nach.

Sehr lehrreich sind die Fälle, in denen das Tier, insbesondere der Vogel, nicht nachahmt, trotzdem diese Nachahmung sehr leicht durchführbar wäre und trotzdem sie in seinem unmittelbaren Interesse liegen würde.

Eine beliebte und allgemein verbreitete Methode, die Vögel im Winter zu füttern, besteht darin, dass wir die am Ende eines Fadens befestigte Hälfte einer Nussschale mit Butter füllen und den Faden an einer vor dem Fenster angebrachten Sitzstange frei hängen lassen. Die Kohlmeisen fliegen nun auf die Sitzstange, ziehen mit Hilfe ihres Schnabels den Faden nebst der Nussschale herauf, halten dieselbe mit den Krallen eines Fußes fest und picken dann in die Buttermasse hinein. Die Kohlamsel ist ebenfalls eine große Liebhaberin von Butter; sie sucht aber dieselbe dadurch zu erreichen, dass sie sich, von der Sitzstange aus, tief bis zur Nussschale hinunterbückt; dabei schwankt sie jedoch vielfach hin und her und verliert sogar nicht selten ihr Gleichgewicht. Trotz diesen missglückten Versuchen und obgleich sie recht wohl imstande wäre, den Bindfaden heraufzuziehen, wird sie, von sich aus, dem Beispiele, das ihr von Seite der Kohlmeise jeden Augenblick vor Augen geführt wird, niemals folgen.

Die Goldammern suchen ihre Nahrung am Boden, sie fliegen aber auch sehr häufig auf hohe Bäume. Während sie nun im Winter Hunger leiden und gleichzeitig sehen, wie sich von den nämlichen Bäumen, auf denen sie sich befinden, eine große Zahl von Haussperlingen, von Feldsperlingen, von Buchfinken zu dem reichlich mit Hanfkörnern bedeckten Futterplatze unseres etwa 5 m vom Boden entfernten Balkon begeben, kommen sie diesem für sie naheliegenden Beispiele nie nach und verlassen ihren erhöhten Standort erst dann, wenn ihnen am Boden oder auf einem ganz niederen Fenstergesims die gleiche Nahrung gestreut wird.

Ebenso werden wir niemals beobachten, dass die nach Beute spähenden Wanderfalken das Rütteln der Turmfalken, die doch mit ihnen am gleichen Felsen horsten, nachahmen, oder dass bei

nahender Gefahr die unversehrte Stockente in gleicher Weise untertaucht, wie dies der mit ihr gleichzeitig herumschwimmende Zwergsteißfuß regelmäßig tut.

Eine eigene Stellung nimmt die Prüfung der Gesangsnachahmung, die wir bei einer Reihe unserer einheimischen Vögel beobachten, ein. Wir wissen, dass beispielsweise der Eichelhäher, der Staar, der rotrückige Würger, der Gartenspötter von sich aus und ohne vorhergehende Belehrung die Lockrufe und vielfach auch den Gesang anderer Vogelarten mehr oder weniger genau nachahmt; wir wissen aber auch, dass diese Eigenschaft nicht jedem Vertreter der genannten Arten in gleicher Weise zukommt, sondern dass in dieser Beziehung einzelne Individuen wahre Virtuosen sind, während andere zeitlebens Stümper bleiben; aus eigener Erfahrung möchten wir hier vorzugsweise den Staar und den rotrückigen Würger nennen, von denen wir in der Rosegg und in der Umgebung von Solothurn ab und zu einzelne Vertreter angetroffen haben, die sich in dieser Hinsicht geradezu auszeichneten.

Gestützt auf diese Tatsachen dürfen wir behaupten, dass es sich bei den Vögeln, die den Gesang anderer Vögel nachahmen, um das Vorhandensein einer individuell erworbenen Anlage handelt und dass dieselbe für sie mit der Erhaltung des Individuums oder mit der Erhaltung der Art in keinem unmittelbaren Zusammenhange steht. Gleichzeitig muss aber hinzugefügt werden, dass sowohl der spezifische Gesang eines Vogels als auch seine spezifischen Lock-, Angst- und Warnrufe echte angeborene Handlungen darstellen und dass der nachahmende Vogel sich darauf beschränkt, nur diese Handlungen zu kopieren; so werden wir nie konstatieren können, dass ein in der Freiheit lebender rotrückiger Würger, welcher den Gesang einer Lerche, einer Amsel, eines Teichrohrsängers, einer Dorngrasmücke, auch den Lockruf eines Rebhuhnes, täuschend ähnlich nachahmt, gleichzeitig auch sein gewohntes Flugbild oder seine gewöhnte Körperhaltung ändert, um auf einmal das Flugbild oder die Körperhaltung der obengenannten Vögel anzunehmen; bei ihm wie bei allen anderen, ähnlich veranlagten Vögeln entwickelt sich eben nur das individuell erworbene Nachahmungsvermögen des Gesangs.

Wir gelangen nunmehr zur Besprechung des eigentlichen individuell erworbenen Nachahmungsvermögens, wie wir dasselbe an den Wirbeltieren zum erstenmal bei den Quadrumanen nachweisen können.

Die Nachahmungslust der Affen ist allgemein bekannt und sie wird auch in der Literatur vielfach an Beispielen erörtert und bewiesen; wir begnügen uns daher, hier eine Beobachtung, die wir aus dem Werke von Sokolowsky (85) entnehmen, anzuführen.

Es handelt sich um den etwa 8 Jahre alten Gorilla des Herrn Oberleutnant Heinicke, „welcher es den Soldaten absah, wie sie beim Marschieren mit dem Arme schlenkerten. Zur Überraschung seines Besitzers ahmte er dieses Schlenkern eines Tages beim Hin- und Hergehen nach".

Im Gegensatze zu den bis jetzt von uns angeführten Beispielen von Nachahmungen, insbesondere auch im Gegensatze zu der von Seite des rotrückigen Würgers ausgeübten Nachahmung des Gesangs anderer Vögel, ist es uns möglich, hier den Nachweis zu führen, dass der Gorilla, auf Grund einer bei ihm und bei seinen Ordnungsgenossen neu auftretenden Anlage imstande ist, zufällig beobachtete und von anderen Geschöpfen vollführte Bewegungen, die in jeder Beziehung einen rein erworbenen Charakter an sich tragen und mit der Erhaltung des Individuums oder mit der Erhaltung der Art in keinem Zusammenhange stehen, nachzuahmen. Gleichzeitig mit diesem Nachweis dürfen wir aber auch annehmen, dass der nachahmende Affe nicht nur die in der Außenwelt vor sich gehenden Bewegungserscheinungen mit Hilfe seiner Sinnesorgane aufmerksam beobachtete, sondern dass er auch versuchte, an sich selbst die Art und Weise, wie diese Bewegungen zustande kamen, zu prüfen.

Wir sind daher der Ansicht, dass die Quadrumanen nicht nur, wie die meisten Vögel und wie die große Mehrzahl der Säugetiere, über ein mehr oder weniger ausgedehntes, auf sensorieller Grundlage beruhendes, individuell erworbenes Assoziationsvermögen verfügen, sondern dass sie auch, aus eigenem Antriebe, anfangen sich selbst, im Gegensatz zur Außenwelt, zu beobachten und dass es ihnen deshalb möglich ist, eine große Zahl von zufälligen Vorgängen, die sich um sie herum abspielen, getreulich zu kopieren; ist aber diese Annahme richtig, so dürfen wir dann wohl zwangslos die erste Anlage des sich später entwickelnden menschlichen Introspektionsvermögens in dem so augenfälligen und von der Nachahmungskunst anderer Tiere so grundverschiedene Nachahmungsvermögen der Quadrumanen suchen.

Claparède (12), der das menschliche Nachahmungsvermögen in seiner ersten Entstehung geschildert hat, nimmt an, dass das Kind zuerst Bewegungen oder Geräusche deshalb nachahmt, weil es, unter dem Einflusse eines inneren Dranges, das Gesehene oder Gehörte so lange wiederholen muss, bis die Nachahmung dem Modell konform erscheint. Zu diesem Drange geselle sich dann später das Verlangen hinzu, mit Hilfe der Nachahmung etwas Neues zu lernen.

Dieser Auffassung stimmen wir durchaus bei; wir bemerken aber gleichzeitig, dass sie nur in ihrem ersten Teile mit der Art und Weise, wie wir uns die Entstehung des individuell erworbenen Nachahmungsvermögens der Quadrumanen erklären, übereinstimmt;

für das Zustandekommen des im zweiten Satze postulierten Verlangens nach Nachahmung bedarf es aber des Hinzutritts einer neuen psychischen Funktion, die dem Tiere noch vollständig abgeht; diese Funktion ist das Selbstbeobachtungs- oder das Introspektionsvermögen.

Zur Illustrierung dieses Satzes wollen wir hier folgende persönliche Beobachtung anführen: Es handelt sich um einen 7 Monate alten, körperlich und geistig gesunden Knaben, den wir bis anhin nicht kannten und den wir zufälligerweise im elterlichen Hause antrafen. Bei unserem Eintritt in das betreffende Zimmer saß der Knabe auf einem hohen Kinderstuhle; seine Beine hingen frei herunter. Er sah uns zuerst erstaunt an, dann war es augenscheinlich der Anblick unserer Brille, deren feucht gewordene Gläser wir mit unserem Taschentuche abtrockneten, das ihn am meisten interessierte; darauf machte er längere Zeit hindurch die ihn grüßenden Bewegungen unserer Hände mit seinen beiden Händen getreulich und sogar stürmisch nach. Bei diesem Anlasse stellten sich Mitbewegungen an den freihängenden Beinen ein; auf einmal beobachtete der Knabe diese Mitbewegungen und nun konzentrierte sich seine ganze Aufmerksamkeit auf dieselben. Die unmittelbare Folge davon war, dass die nachahmenden Armbewegungen und damit selbstverständlich auch die Mitbewegungen der Beine aufhörten; trotzdem wiederholte aber der Knabe dieselben zuerst mit beiden, dann mit dem einen, darauf mit dem anderen Bein; er suchte auch das eine Bein mit den Händen zu fixieren und gleichzeitig die ihn interessierende Bewegung zu vollführen; auch bekümmerte er sich während dieser ganzen Zeit gar nicht mehr um uns oder um seine sonstige Umgebung.

Aus dieser Beobachtung entnehmen wir, dass der Knabe anfänglich unsere grüßenden Bewegungen, die er früher wohl schon recht häufig von Seite der Eltern und der Geschwister hatte vollführen sehen, nachahmte; es handelte sich dabei aber um eine rein individuell erworbene Nachahmung, welche in jeder Beziehung mit der Nachahmungskunst der Quadrumanen, insbesondere mit dem von Sokolowsky angeführten Beispiele, übereinstimmt; der Knabe ahmte hier nur deshalb nach, weil in ihm ein Drang zur Nachahmung besteht. Weit komplizierter aber ist das Benehmen des Knaben zu untersuchen, als er von sich aus nicht nur die zufällig entstandenen Mitbewegungen seiner Unterextremitäten als solche beobachtete, sondern dieselben auch wiederholte und ihre Entstehungsweise zu prüfen suchte; hier muss, allerdings in ihren allerersten Anfängen, eine neue Funktion in die psychische Tätigkeit des Knaben eingetreten sein, welche es ihm ermöglichte, eine auf sensorieller Grundlage entstandene Wahrnehmung ganz spontan so zu wiederholen, dass er dadurch in die Lage versetzt wurde, nach und

nach nicht nur ihre Entstehungsweise, sondern auch, bis zu einem gewissen Grade, deren Bedeutung für seine eigene Person zu erkennen; der Knabe ahmte nach und erwarb sich mit Hilfe dieser Nachahmung neue Kenntnisse. Wir können uns auch so ausdrücken, dass es sich ursprünglich um eine äußere individuell erworbene sensorielle Assoziation handelte, an die sich unmittelbar, ohne Hinzutritt anderweitiger sinnlicher Reize, eine neue, nur auf die eigene Person sich beziehende innere Assoziation anschloss.

Diese Beobachtung und die sich daran anknüpfende Erörterung führen uns dazu, die Frage zu prüfen, ob der Übergang der Psyche des Tieres zur menschlichen Psyche sich nicht in ähnlicher Weise, wie an dem soeben erwähnten Beispiele, vollzogen hat.

Vorerst möchten wir aber nochmals zusammenfassend betonen, dass nach unserer Überzeugung das Introspektionsvermögen die Grundlage bildet, auf die sich nach und nach das ganze menschliche Denken aufgebaut hat; ferner dass wir Menschen sozial lebende und gleichzeitig auch intensiv nachahmende Geschöpfe darstellen, die vermöge ihres Introspektionsvermögens befähigt sind, nach den Ursachen und nach dem Zwecke der um uns und in uns stattfindenden Vorgänge zu forschen und dieselben vorübergehend oder dauernd nachzuahmen; wir bezweifeln deshalb gar nicht, dass sämtliche menschliche Einrichtungen, von ihrem Urbeginn an bis zum heutigen Tage, ihre Entstehung der Nachahmung derartiger Vorgänge verdanken.

Wie die geologische und paläontologische Forschung es uns lehrt, fand am Ende der Tertiärformation eine weitverbreitete Abkühlung der Erde statt, die zur Bildung von ausgedehnten Gletschern führte. Die damalige Säugetierwelt war dadurch notgedrungen gezwungen, sich an für sie ganz neue äußere Verhältnisse anzupassen, insbesondere wurden diese Tiere weit näher aneinandergedrängt als dies bis anhin der Fall war; diejenigen unter ihnen aber, welche die körperliche Entwickelung nicht besaßen, um diesen außergewöhnlichen Kampf mit den Elementargewalten oder mit ihren natürlichen Feinden erfolgreich zu bestehen, mussten entweder zugrunde gehen oder es musste sich bei ihnen eine neue Art der Verteidigung ausbilden.

Wir dürfen nun mit Bestimmtheit annehmen, dass die Quadrumanen schon zu dieser Zeit veranlagt und befähigt waren, auf individuell erworbener Grundlage Nachahmungen durchzuführen; sehr naheliegend ist die weitere Annahme, es habe sich damals, unter dem Einflusse der äußeren Not, bei einzelnen Vertretern einer uns bis jetzt nicht genau bekannten Affenspezies die bestehende Nachahmungslust in der Weise verfeinert, dass die Tiere spontan anfingen, zufällige Bewegungen, welche der eigene Körper vollführte, zu beobachten und diese Bewegungen, je nach den damit erzielten

Wirkungen, zu wiederholen. Durch die Gewohnheit wurde diese Fähigkeit fixiert und von nun an bedurfte es für die betreffenden Geschöpfe nur noch eines ganz geringfügigen Anstoßes, um ihnen auf dem Wege der Selektion dauernd die Erkenntnis des Nutzens oder des Schadens, den ihnen diese oder jene Bewegung brachte, zu verschaffen; mit dieser Erkenntnis beginnt aber das eigentliche Introspektionsvermögen; das zum Menschen gewordene Tier unterscheidet sich selbst im Gegensatze zur Außenwelt; es kann eigene Urteile bilden, Entdeckungen machen, und dadurch gewinnt es nach und nach die Oberherrschaft über seine ganze Umgebung.

Hier möchten wir noch einige allgemeine Bemerkungen über die Frage einflechten, ob die vergleichende Anatomie des Gehirns uns Anhaltspunkte gibt, um einigermaßen die geschilderten psychischen Erscheinungen bei den Wirbeltieren und beim Menschen zu erklären; wir sind der bestimmten Meinung, dass diese Frage in bejahendem Sinne beantwortet werden muss.

Mit Edinger (26) nehmen wir an, dass das Palaeencephalon der Sitz für alle Reflexmechanismen und für die vererbten Handlungen des Instinktes sei, dass also alle Bewegungserscheinungen, die wir in unserem Vortrage als angeborene bezeichneten und die wir deshalb nur anführten, um sie den uns hauptsächlich interessierenden individuell erworbenen Bewegungserscheinungen gegenüberzustellen, recht wohl ohne Mitwirkung eines Neencephalon oder einer eigentlichen Hirnrinde zur Entwickelung gelangen können. Die Vögel sind nun diejenigen Wirbeltiere, bei denen sich zum erstenmal eine deutliche Hirnrindenanlage zeigt, und gleichzeitig sind es auch die Vögel, welche in der Wirbeltierreihe zum erstenmal über ein nicht zu verkennendes, sogar jedem Laien in die Augen fallendes, individuell erworbenes Assoziations- und Unterscheidungsvermögen verfügen. Wie wir es gesehen haben, ist aber sowohl bei den Vögeln wie auch bei den Säugetieren der Entwickelungsgrad dieser neuen psychischen Funktion je nach der vorliegenden Art und je nach dem Alter der betreffenden Individuen ein sehr verschiedener und es ist deshalb von hohem wissenschaftlichem Interesse, wenn wir auf anatomischer Grundlage ebenfalls konstatieren können, dass bei den gleichen Arten und bei den gleichen Individuen eine weitgehende Differenzierung im Entwickelungsgrade ihres Neopallium besteht.

Zu einem ganz ähnlichen Resultat gelangen wir ferner, wenn wir die Entstehung des menschlichen Introspektionsvermögens und des von ihm abhängigen Sprachvermögens mit der frühzeitig sich einstellenden, dabei ganz enormen Entwickelung und weiteren Ausbildung der menschlichen Hirnrinde, deren Kenntnis wir hauptsächlich den entwickelungsgeschichtlichen Arbeiten von Flechsig (32) verdanken, in Verbindung bringen; unter Berücksichtigung des Um-

standes, dass der introspizierende normale Mensch nicht mehr wie der Vogel oder wie das Säugetier einzig und allein die in der Außenwelt stattfindenden Vorgänge miteinander assoziiert, sondern dass er dieselben auch stets und ohne Hinzutritt neuer äußerlich bedingter Vorgänge mit seiner eigenen Person in Verbindung bringt, so begreifen wir dann, warum sich unter diesen Verhältnissen auch eine ungeheuer große Zahl neuer intrakortikaler Bahnen, welche beispielsweise zur mächtigen Gewichtsdifferenz zwischen einem Gorilla- und einem Menschengehirn führten, ausbilden mussten.

Gleichzeitig mit diesen Betrachtungen kommt noch die Würdigung der Tatsache hinzu, dass viele Nervenbahnen, trotzdem sie auf Grund ihrer Phylogenese und ihrer Ontogenese älteren und jüngeren Ursprungs sind, dennoch funktionell eng zusammenhängen und dass deshalb, unter dem Einflusse irgendeines Reizes, sogar weit auseinanderstehende Abschnitte des zentralen Nervensystems in Miterregung versetzt werden; diese wichtige Tatsache, auf die hauptsächlich von Monakow (68, 69, 70) in einwandfreier und für alle Zeiten wegleitender Weise aufmerksam machte, hat auch für uns eine ganz wesentliche Bedeutung, denn nur mit Hilfe derselben können wir uns den Entstehungsmechanismus einer großen Zahl von psychisch bedingten Handlungen von Tieren und von Menschen erklären, welche teils den Charakter des individuell erworbenen, teils den Charakter des angeborenen an sich tragen; in solchen Fällen, von denen wir weiter oben einige Beispiele angeführt haben, sind wir aber nunmehr berechtigt zu behaupten, dass der entstandene Reiz sowohl Veränderungen in den neu entwickelten Bahnen des Neencephalon, als auch in schon längst bestehenden Bahnen des Palaeencephalon hervorrief.

An dieser Stelle wollen wir noch hinzufügen, dass wir uns, im Sinne der von Verworn (93) aufgestellten Theorie die sämtlichen durch einen Reiz bedingten Veränderungen der Grundelemente des Nervensystems als dissimilatorische und als assimilatorische Prozesse vorstellen; auch sind wir der Ansicht, dass die Lehre des Reflexes, der Bahnung und der Hemmung, wie wir dieselbe aus den Werken von Exner (30) und von Rosenthal (78) kennen, vollständig genügt, um sowohl die angeborenen als auch die erworbenen motorischen Erscheinungen, welche vom zentralen und peripherischen Nervensystem der Wirbeltiere ausgelöst werden, zu erklären.

Bis anhin haben wir die Verwendung des Wortes „Bewusstsein“ deshalb vermieden, weil wir uns darüber klar waren, dass bei einer großen Zahl unserer Mitmenschen die Neigung besteht, die sprachlichen Zeichen nicht einzig und allein als einfache konventionelle Zeichen aufzufassen, sondern denselben eine nicht zu verkennende substantielle Bedeutung beizumessen; unter diesen

Ausdrücken ist es aber bekanntlich gerade das Wort Bewusstsein, welches recht häufig in dieser Weise missbraucht wird und welches man, nach dem ebenfalls kritisierenden Ausspruche von Wundt (106) „als etwas betrachtet, das außerhalb der einzelnen, seelischen Vorgänge existiert, als eine Art Schaubühne, auf der Vorstellungen auftreten, verschwinden, um gelegentlich wiederzukommen, wenn ihr Stichwort gefallen ist".

In unserem Vortrage waren wir jedoch stets bestrebt den naturwissenschaftlichen Boden niemals zu verlassen und deshalb wollen wir erst jetzt darauf aufmerksam machen, dass, nach unserer Überzeugung, sämtliche Zustände, die wir gewohnheitshalber als Bewusstseinszustände auffassen, durchaus den Vorgängen entsprechen, die wir in der Außenwelt und in uns selbst zu beobachten Gelegenheit haben. Vom naturwissenschaftlichen Standpunkte aus ist es daher vollständig genügend, wenn wir für die Begriffe der Reflexe und der Instinkte den Ausdruck des angeborenen Assoziationsvermögens, für die höheren, individuell erworbenen psychischen Begriffe dagegen die Ausdrücke des individuell erworbenen Assoziationsvermögens und des individuell erworbenen Introspektionsvermögens verwenden; ebenso können wir uns der sehr klaren und übersichtlichen Definition von H. E. Ziegler (108) anschließen, welcher die ererbten Bahnen kleronome Bahnen, die im individuellen Leben erworbenen embiontische Bahnen genannt hat. Mit diesen Bezeichnungen, an die wir übrigens durch den allgemein üblichen Sprachgebrauch gewohnt sind (wir reden ja von Sehvermögen, von Atmungsvermögen, von Verdauungsvermögen, von Leitungsbahnen u. s. w.) lässt sich dann ohne Mühe die Vorstellung der für die Entstehung dieser Funktionen notwendigen anatomischen Grundlage verknüpfen.

Mit Hilfe dieses Einteilungsprinzips umgehen wir einigermaßen die Notwendigkeit der Besprechung der Bewusstseinsfrage, welche uns erfahrungsgemäß sehr leicht zu metaphysischen Betrachtungen, mit denen sich aber der Naturforscher grundsätzlich nicht zu beschäftigen hat, verleitet. Wie es der Inhalt unseres bisherigen Vortrages lehrt, können wir jedoch mit aller Bestimmtheit erklären, dass diejenige Bewusstseinsform, die wir unter dem Namen des Ichbewusstseins kennen, durchaus unserem individuell erworbenen Introspektionsvermögen oder unserem Selbstbeobachtungsvermögen entspricht; diese Annahme führt uns dann unmittelbar zur weiteren Schlussfolgerung, dass das Ichbewusstsein eine psychische Eigenschaft darstellt, die dem Tiere vollständig fehlt und die nur dem normal entwickelten Menschen zukommt; wir wissen auch, dass es uns nur dann möglich ist, die Dinge und die Vorgänge um uns und in uns nach ihren Ursachen, nach ihrem Zwecke und nach ihren Wirkungen einigermaßen zu erforschen,

wenn wir über unser Ichbewusstsein verfügen; ohne Mitwirkung dieser Bewusstseinsform sind wir aber nicht in der Lage zu verstehen und zu begreifen; mit diesen Worten wird aber gleichzeitig der Satz ausgedrückt, dass nur der Mensch Verstand und Begriffsvermögen besitzt und dass beim Tiere diese Fähigkeit noch durchaus unentwickelt ist.

Anderseits ist es uns bekannt, dass wir bei bestehendem vollen Bewusstsein eine recht große Zahl von individuell erworbenen, auf Assoziation beruhenden Handlungen während der Zeit vollführen, in der unser Ichbewusstsein nach einer ganz anderen Richtung beschäftigt ist; auch werden wir persönlich diese Handlungen erst dann wahrnehmen, wenn unser Ichbewusstsein auf dieselben nachträglich aufmerksam wurde, oder, in anderen Worten ausgedrückt, wenn wir sie selbst beobachteten.

Ebenso ist uns, auf Grund der Erfahrung, der Analogieschluss gestattet, dass viele Tiere, insbesondere viele Säugetiere und Vögel, mit Hilfe des bei ihnen bestehenden individuell erworbenen sensoriellen Assoziationsvermögens, in ganz ähnlicher Weise handeln und es ist deshalb naheliegend, anzunehmen, dass dieser Begriff sich mit dem Begriffe einer Bewusstseinsform, die aber mit dem Ichbewusstsein nicht übereinstimmt, deckt. In diesem Zustande beobachten dann die Menschen und die Tiere recht wohl die in der Außenwelt stattfindenden Vorgänge, sie richten sich auch in ihren Handlungen nach den jeweiligen zur Geltung kommenden äußeren Bedingungen, sie wissen aber persönlich niemals, dass sie empfinden, dass sie beobachten und dass sie handeln.

Zur Bekräftigung und zur Klarlegung dieser Auffassung fühlen wir uns verpflichtet, auch hier Beispiele anzuführen:

Bei Anlass des täglichen Rundgangs, den wir durch das Gebiet des Rosegghofes machen, nehmen wir ab und zu unseren Hund mit; das Bureau verlassen wir nie vor 4 Uhr nachmittags; kurz vor 4 Uhr wird uns durch den Portier die Nachmittagspost überbracht. Bis zu diesem Zeitpunkte verhält sich der Hund im kleinen, neben dem Bureau gelegenen Zimmer vollständig ruhig; sobald er dagegen gehört hat, dass der Portier bei uns war, verlässt er sein Lager, horcht an der Türe, sucht womöglich zu uns zu gelangen, geht dann hin und her, legt vielfach seinen Kopf auf unser Knie, blickt dabei zuerst uns an, dann den an der Türe hängenden Hut, geht zu dieser Türe, kommt zu uns zurück, legt sich seufzend am Boden, sieht auch aus dem Fenster hinaus, indem er sich erhebt und sich mit den Vorderfüßen auf das Fenstergesims stützt; erheben wir uns und nehmen wir den Hut zur Hand, dann ist das Tier sichtlich erfreut; es springt um uns herum, es stellt sich vor die Ausgangstüre und es verliert seine auffallende Erregung erst dann, wenn es sich mit uns draußen befindet.

Ganz ähnlich ist das Benehmen des Hundes, wenn wir ihm Nahrung bringen; er wurde nämlich von uns so dressiert, dass er die Nahrung erst nehmen darf, wenn wir ihm den Befehl „nimms“ erteilt haben. Stellen wir uns nun so, als ob wir ihn ganz vergessen hätten, so springt er dann von dem Nahrungsbehälter weg zu uns, legt ebenfalls den Kopf auf unser Knie, sieht uns an, schielt nach der dargebotenen Nahrung hin, geht dorthin, kommt zu uns zurück, um darauf auf das Wort „nimms“ im Galopp an Ort und Stelle zurückzukehren und energisch zuzugreifen.

Solche Beobachtungen können ja sehr leicht von jedermann, der sich darum interessiert, an unseren Haustieren und an unseren wildlebenden oder gefangenen Vögeln und Säugetieren gemacht werden. Wir begnügen uns daher mit der Anführung dieser beiden kurzen Beispiele und wir bemerken dazu, dass uns der Hund durch sein Benehmen unbedingt den Beweis geleistet hat, er sei auf Grund individuell erworbener sensorieller Assoziationen nicht nur imstande, die Bedingungen kennen und unterscheiden zu lernen, welche notwendig eintreffen müssen, damit eine bestimmte Handlung vollführt werde, sondern auch dieses Eintreffen bis zu einem gewissen Grade zu erwarten.

Wir pflegen jedoch ein derartiges Unterscheidungsvermögen, das mit dem Gefühle der Wunscherfüllung oder auch mit demjenigen der Befürchtung einhergeht, mit dem konventionellen Ausdrucke „Denkvermögen“ zu bezeichnen und wir pflegen außerdem anzunehmen, dass dieses Denken von einem allgemeinen Bewusstseinsinhalte begleitet sei; diese Annahme schließt jedoch selbstverständlich die Tatsache nicht aus, dass wir Menschen und mit uns alle tierischen Organismen stets unter dem mächtigen Einflusse unserer auf phylogenetischer und ontogenetischer Grundlage entstandenen angeborenen psychischen Anlagen stehen und dass diese es sind, die uns vielfach, ob wir es nun wollen oder nicht, zur Verrichtung einer großen Zahl von Triebhandlungen zwingen.

Je nachdem wir nun bei den Tieren das individuell erworbene Unterscheidungsvermögen oder die angeborenen psychischen Anlagen in den Vordergrund stellen, werden wir von einem aktiven Denkvermögen reden oder wir werden mit Moebius sagen, dass nicht das Tier eigentlich denkt, sondern dass Es in ihm denkt.

Nach unserer Auffassung sind die Tiere, welche ein Neencephalon besitzen, zu einer Art Denken recht wohl befähigt; dieses Denken bleibt aber stets in der Weise eingeschränkt, dass sich das Tier in seinem Handeln nur nach den äußeren Bedingungen, die es mit Hilfe seiner Sinnesorgane kennen gelernt hat, richtet, und dass es sich dabei niemals um die Art und Weise, wie diese Bedingungen entstehen und warum sie entstanden sind, bekümmert. Einem solchen Denkprozess muss aber jede innere kausale Beziehung

zwischen dem denkenden Subjekte und der Außenwelt fehlen; das Tier kann daher nur in der dritten Person denken und es kann sich bei ihm nur um das Bestehen eines ganz allgemeinen Objekt- oder Esbewusstsein handeln.

Mit allem Nachdrucke erinnern wir hier daran, dass das menschliche Kind im ersten bis zweiten Lebensjahr ebenfalls nur in der dritten Person denkt und dass sich bei ihm das Ichbewusstsein erst später entwickelt; ebenso wird der Kulturmensch bei der Ausübung seines Berufes und in der Erfüllung seiner gesellschaftlichen und sozialen Pflichten wohl meistens sein eigenes Ich im Gegensatze zur Außenwelt beobachten, dagegen besitzen wir aus eigener Erfahrung Anhaltspunkte, dass wir ab und zu, beispielsweise während der „Ausübung der Jagd", durch rein äußere, sensoriell bedingte Assoziationen in unseren Handlungen beherrscht und geleitet werden; insbesondere ist uns der Fall erinnerlich, wo wir eine auf Äckern äsende Saatgans mit Erfolg anschlichen, wobei wir aber, um zu diesem Resultat zu gelangen, über $^1/_2$ Stunde Zeit brauchten und Schritt für Schritt immer neue Deckung suchen mussten. Es war uns nun nachher unmöglich, genau zu sagen, auf welche Art wir bis in die Nähe des Vogels gelangten, trotzdem wir, während dieser Zeit, eine große Zahl von recht komplizierten Bewegungen durchführten; damals waren wir eben ein „Es", welches mit Hilfe seines äußeren sensoriellen Assoziationsvermögens ein anderes „Es" verfolgte.

Wir glauben übrigens nicht fehl zu gehen, wenn wir annehmen, dass unsere ersten menschlichen Vorfahren wohl in der Hauptsache in ähnlicher Weise dachten; ebenso wiederholen wir an dieser Stelle den Satz, dass wir Menschen uns ja nicht einbilden sollen, wir seien betreffs äußerem sensoriellem Assoziationsvermögen die „Krone der Schöpfung"; in diesem Vermögen werden wir im Gegenteil von den meisten Säugetieren und Vögeln weit übertroffen.

Über die vielfachen Abänderungen, die der Schlaf und die Krankheit auf den Verlauf des Selbstbeobachtungsvermögens des Menschen und auf das individuell erworbene sensorielle Assoziationsvermögen des Tieres hervorrufen, wollen wir uns hier nicht eingehender äußern, dagegen möchten wir doch konstatieren, dass unser Hund, während seines Schlafes, ab und zu Erregungszustände darbietet, die sich äußerlich von den Erscheinungen, die wir vielfach an einem träumenden Menschen beobachten, nicht wesentlich unterscheiden.

Auch führen wir noch an, dass wir die Ansicht von Groos (47) durchaus teilen und dass wir die Spiellust, die wir so häufig bei jungen Vögeln und bei jungen Säugetieren antreffen, als eine Hauptquelle für die Bildung neuer, individuell erworbener sensorieller Assoziationen betrachten und dass die Spiele der Tiere uns am

ehesten eine Erklärung für die Entstehungsweise der individuellen, psychischen und somatischen Differenzen zwischen den Vertretern der gleichen Art abgeben; ebenso stimmen wir Claparède (12) bei, wenn er annimmt, dass der innere Reiz, der die jungen Tiere zum Spiele treibt, auf das Wachstum der Neuronen zurückzuführen sei.

In seinem Vortrage hat zur Strassen (89) die Äußerung getan, dass die Tierpsychologie im Begriffe stehe, eine Wissenschaft ersten Ranges zu werden.

Für uns besteht kein Zweifel, dass diese Äußerung berechtigt sei und dass sie sich auch in der Zukunft verwirklichen werde; für die Gegenwart sollten wir uns jedoch mit dem Versuche begnügen, die somatischen Bedingungen festzustellen, welche vorhanden sein müssen, damit dieses oder jenes psychische Symptom sich geltend machen kann. Wenn auch die zur Lösung dieser Aufgabe notwendigen anatomischen, pathologisch-anatomischen und physikalisch-chemischen Untersuchungen mit der Überwindung großer und zeitraubender technischer Schwierigkeiten verbunden sind, so glauben wir doch, dass diese Untersuchungen uns einmal in die Lage versetzen werden, einen richtigen Einblick in die Entstehungsweise der „Psyche“ zu erhalten.

Zum Schlusse erlauben wir uns noch, darauf hinzuweisen, dass nach unserer Überzeugung das Vogelgehirn und das Gehirn unserer im Winter schlafenden Säugetiere ein recht geeignetes Material darstellt, um an ihm diesbezügliche Untersuchungen vorzunehmen.

Es würde sich beispielsweise um die Beantwortung folgender Fragen handeln:

1. Der Sicherungstrieb, den wir ebensogut angeborenes Aufmerksamkeitsvermögen oder Aufmerksamkeitstrieb nennen dürften, kommt bei allen Tieren, welche ein Nervensystem besitzen, zweifellos vor; auch können wir dessen Vorhandensein mit der größten Leichtigkeit nachweisen. Physiologisch gesprochen handelt es sich dabei um eine durch irgendeinen äußeren Reiz bedingte, für die Existenzfähigkeit des betreffenden Tieres aber sehr wichtige Hemmung einer in Tätigkeit befindlichen Bahnung; höchstwahrscheinlich ist der betreffende Vorgang auf einen dissimilatorischen Prozess, der sich in den Nervenelementen selbst abspielt, zurückzuführen. Bekanntlich ist aber bei den Vögeln der Zeitpunkt des Beginns dieses Triebes ein sehr verschiedener; im allgemeinen werden die Nestflüchter viel rascher sichern als die Nesthocker. Von der Kohlamsel wissen wir nun, dass sie in den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei noch gar nicht sichert; der Sicherungstrieb kommt bei ihr erst zur Geltung, wenn ihre Augen vollständig geöffnet sind.

Welche Nervenbahnen müssen nun hier vorhanden sein oder welche vorhandenen Nervenbahnen müssen sich mit Mark umhüllt haben, damit sich der Sicherungstrieb einstellt?

2. Junge Rabenkrähen, junge Haussperlinge, die aber schon längst das Nest verlassen haben und die in jeder Beziehung als fluggewandt gelten können, sind nicht oder nur ganz unvollkommen imstande, die Person des Jägers vor einer anderen Person zu unterscheiden; die alten Vögel besitzen dagegen dieses Unterscheidungsvermögen in hohem Grade.

Welche Nervenbahnen sind nun in dem einen Falle entwickelt, im anderen noch nicht?

Wir haben einige Gehirne von jungen und von alten Haussperlingen untersucht und wir konnten dabei regelmäßig konstatieren, dass die Fasern des Cortex medio-dorsalis und des Tractus septo-mesencephalicus noch sehr wenig entwickelt waren, während die übrigen Abschnitte des Pallium und des Stammhirns sich von den entsprechenden Abschnitten des Gehirns alter Vögel nicht unterschieden. Auffallend war es allerdings bei diesen Untersuchungen, dass uns die Weigert'sche Methode und deren Modifikationen, die wir zur Darstellung der markhaltigen Nervenfasern in gewohnter Weise verwenden wollten, nur ganz unzuverlässige Resultate gab; mit Hilfe der von uns etwas modifizierten Kölliker'schen Methode (41) war es uns dagegen mit Leichtigkeit möglich, einwandfreie Bilder zu erhalten; leider sind aber diese Präparate nicht haltbar.

3. Unter unseren einheimischen Vögeln ist es der Sperber, welcher, nach unseren Erfahrungen, kein oder nur ein sehr mangelhaft entwickeltes individuell erworbenes Unterscheidungsvermögen besitzt.

Die systematische Untersuchung seines Gehirns und die Vergleichung dieses Gehirns mit demjenigen einer Rabenkrähe wäre daher sehr zu empfehlen.

4. Wie wir gesehen haben, besitzen einige Arten unserer wildlebenden, einheimischen Vögel die Fähigkeit, den Gesang anderer Vögel nachzuahmen; diese Eigenschaft kommt dagegen nicht jedem Individuum der gleichen Art zugut, sondern es machen sich bei denselben ganz erhebliche individuelle Differenzen geltend.

Es will uns scheinen, dass diese Verschiedenheit vielleicht doch mit einer anatomisch nachweisbaren Differenzierung im Gehirn selbst zusammenhängt.

5. Auch die einzelnen Familien unserer einheimischen Fledermäuse sind betreffs individuell erworbenem Unterscheidungsvermögen sehr verschieden veranlagt; so verschwinden die Vesperugoarten sehr rasch, wenn auf sie ein Schuss abgegeben worden ist, während die Verspertilioarten sich um den Schuss gar nicht bekümmern und auch dann immer wieder erscheinen, wenn einige ihrer Artgenossen gefallen sind.

Wir sind der Ansicht, dass solche tiefgreifende psychische Unterschiede ihren Ausdruck ebenfalls in der Ausbildung des Gehirns finden dürften.

6. Von unseren einheimischen Säugetieren sind bekanntlich die Fledermäuse, der Dachs, der Igel, das Alpenmurmeltier, die drei Schläferarten, Winterschläfer.

Die Gehirne solcher Tiere, die teils während des Sommers, teils während des Winters gesammelt worden sind, müssen unbedingt tiefgreifende histologische Verschiedenheiten darbieten; es wäre daher recht interessant, dem Beispiele von Merzbacher (66) zu folgen und diese Gehirne im Winterschlafe und im Sommer zu untersuchen.

Literaturverzeichnis.

1. Alfred Aeschbacher, Ornithologische Plaudereien, der Ornithologische Beobachter. Heft 8, 1902, Bern, Buchdruckerei Berger & Albrecht.
2. Moritz Alsberg, Die Grundlage des Gedächtnisses, der Vererbung und der Instinkte. München 1906, Ernst Reinhardt, Verlagsbuchhandlung.
3. B. Altum, Der Vogel und sein Leben. München W. 1903, Verlag von Heinrich Schöningh.
4. W. v. Bechterew, Über persönliches und Gemeinbewusstsein. Journ. f. Psychol. und Neurol., Bd. IX, S. 54—80, Leipzig, Verlag von Johann Ambrosius Barth, 1907.
5. Heinrich Bens, Anpassungsvermögen einiger Tiere. Die Umschau, XV. Jahrgang, Nr. 10, 1911.
6. Albrecht Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig, Verlag von Georg Thieme, 1903.
7. E. Bleuler, Diagnostische Assoziationsstudien. Journ. f. Psychol. u. Neurol., Bd. VI, S. 126.
8. Georges Bohn, Die Entstehung des Denkvermögens. Leipzig, Theod. Thomas Verlag, Geschäftsstelle der Deutsch. Naturwiss. Gesellsch.
9. Fritz Braun, Über Regungen der Spieltriebe bei gefangenen Vögeln. Journ. f. Ornithol., IV. Jahrgang, 1907, Heft I.
10. — — Vermeintliche Intellekthandlungen gefangener Vögel. Die Umschau, XIV. Jahrgang, Nr. 35, 1910.
11. Ed. Claparède. Über Tierpsychologie; die Methoden der tierpsychologischen Beobachtungen und Versuche, Leipzig, Verlag von Johann Ambrosius Barth, 1909.
12. — Psychologie de l'Enfant, Quatrième Edition. Genève, Librairie Kündig, 1911.
13. — La Psychologie animale de Charles Bonnet. Genève, Librairie, Georg & Cie., 1909.
14. — La Psychologie comparée est-elle légitime. Genève, Archives de Psychologie, Tome V, N. 17 (Juin 1905).
15. — La Faculté d'Orientation lointaine. Genève, H. Kündig, 1903.
16. — — Les Animaux sont-ils conscients? Extrait de la Revue Philosophique, Tome L. I., Mai 1901, Genève, Ch. Eggimann & Cie.
17. H. Dexler, Zur Diagnostik der psychischen Krankheiten der Tiere, Sonderabdruck aus der „Prager Medizin. Wochenschrift", 1908—1909, Druck von Carl Bellmann in Prag.
18. — Beiträge zur Psychologie der Haussänger. Deutsche tierärztl. Wochenschrift, 16. Jahrgang, Nr. 20, 21, 22, 1908.

19. H. Dexler, Psychologische Betrachtungen über die Stetigkeit der Pferde, Sonderabdruck aus der naturwiss. Zeitschrift „Lotos", Bd. 58, Heft 2.
20. L. Edinger, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. Untersuchungen über das Vorderhirn des Vogels in Gemeinschaft mit Dr. W. Wollenberg in Danzig und Dr. G. M. Holmes in London, 1902, Frankfurt a. M. Abhandl. der Senkenberg. naturf. Gesellsch. XX.
21. — Prinzipielles zur Tierseelenkunde. Die Umschau, XII Jahrgang, Nr. 24, 1908.
22. — Haben die Fische ein Gedächtnis. München, Druck der Buchdruckerei der „Allgem. Zeitung 1899".
23. — Der Hund und sein Gehirn. Sonderabdruck aus „Deutsche Revue", August 1900, herausgeg. von Richard Fleischer (Deutsche Verlagsanstalt in Stuttgart).
24. — Über Tierpsychologie, die Beziehungen der vergleichenden Anatomie zur vergleichenden Psychologie. Neue Aufgaben. Leipzig, Verlag von Johann Ambrosius Barth, 1909.
25. — Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere, 1. Band; das Zentralnervensystem des Menschen und der Säugetiere, 7. Auflage. Leipzig, Verlag von F. C. W. Vogel, 1904.
26. — Zweiter Band der Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere, vergleichende Anatomie des Gehirns. Leipzig, Verlag von F. C. W. Vogel, 1908.
27. — Tierbeobachtungen in Aquarien und Terrarien. Kosmos, Bd. VI, 1909, Heft 7.
28. — Einführung in die Lehre vom Bau und der Verrichtungen des Nervensystems. Leipzig, Verlag von F. C. W. Vogel, 1909.
29. R. Escherich, Die Ameise, Schilderung ihrer Lebensweise. Braunschweig, Druck und Verlag von Friedrich Vieweg & Sohn, 1906.
30. Sigmund Exner, Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen. I. Teil, Leipzig und Wien, Franz Deutike, 1894.
31. J. H. Fabre, La Vie des Insectes, quatrième Edition. Paris, Librairie Ch. Delagrave.
32. P. Flechsig, Über ein neues Einteilungsprinzip der Großhirnoberfläche. Neurol. Centralbl. 1894, Nr. 19; ferner weitere Mitteilungen über die Sinnes- und Assoziationszentren des menschlichen Gehirns. Ebenda, 1895, Nr. 23 u. 24; Neue Untersuchungen über die Markbildung in den menschlichen Großhirnlappen. Ebenda 1898, Nr. 21; Weitere Mitteilungen über die entwicklungsgeschichtlichen Felder in der menschlichen Großhirnrinde. Ebenda Nr. 5, 1903.
33. August Forel, Die psycho-physiologische Identitätstheorie als wissenschaftliches Postulat. Sonderabdruck aus der Festschrift für J. Rosenthal, Verlag von Georg Thieme, Leipzig 1906.
34. — Psychologie comparée, théorie de la Mnème et déterminisme, Actes de la Société helvétique des Sciences naturelles. 92. Session à Lausanne, Tome I, 1909, H. R. Sauerländer & Cie., Aarau.
35. — Gehirn und Seele. Berlin, Verlag von Emil Strauss, 1902.
36. — Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. München 1902, Ernst Reinhardt, Verlagsbuchhandlung.
37. — Gehirn und Seele. Leipzig, Alfred Kröner's Verlag, 1910.
38. — Die Psychologie der Tiere. Die Umschau, XIV. Jahrgang, Nr. 1, 2, 1910.
39. B. H. Francé, Pflanzenpsychologie als Arbeitshypothese der Pflanzenphysiologie. Stuttgart 1909, Frank'sche Verlagsbuchhandlung.
40. Viktor Franz, Was ist ein höherer Organismus? Biol. Centralbl. 1911, Nr. 1, 2.
41. R. Gaupp, Psychologie des Kindes. Verlag von B. G. Teubner in Leipzig.

42. Karl Gegenbauer, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Leipzig, Verlag von Wilh. Engelmann, 1901.
43. Kurt Graeser, Der Zug der Vögel. Leipzig, Theodor Thomas Verlag, Geschäftsstelle der deutschen naturwiss. Gesellschaft.
44. L. Greppin, Versuch eines Beitrages zur Kenntnis der geistigen Fähigkeiten unserer einheimischen Vögel und Notizen über deren Verbreitung in der Umgebung Solothurns. Separatabdruck aus den Mitteilungen der naturforsch. Gesellsch. in Solothurn, 3. Heft, 1904—1906, Solothurn, Buchdruckerei C. Gassmann, 1906.
45. — Zur Darstellung der markhaltigen Nervenfasern der Großhirnrinde. Neurol. Centralbl., 1909, Nr. 19.
46. Franz Gröbbels, Gesang und Nachahmung. Verhandl. der Ornithol. Gesellsch. in Bayern, 1909, Bd. X.
47. Karl Groos, Die Spiele der Tiere. Jena, Verlag von Gustav Fischer, 1907.
48. E. Haeckel, Die Welträtsel. 1903, Alfred Kröner's Verlag in Stuttgart.
49. W. Hellpach, Die Grenzwissenschaft der Psychologie. Leipzig, Verlag der Dürr'schen Buchhandlung, 1902.
50. Oskar Hertwig, Allgemeine Biologie. Jena, Verlag von Gustav Fischer, 1909.
51. Eduard Hitzig, Welt und Gehirn. Berlin 1905, Verlag von August Hirschwald.
52. R. W. Hoffmann, Gibt es einen Gebrauch von Werkzeugen im Tierreiche? Die Umschau, 1911, Nr. 9.
53. William James, Précis de Psychologie. Paris, Marcel Rivière & Co., Editeurs 1910.
54. Hermann Jordan, Über Entwicklung vom physiologischen Standpunkte aus. Biol. Centralbl. 1908, Nr. 8.
55. Otto Kalischer, Weitere Mitteilungen über die Ergebnisse der Dressur als physiologische Untersuchungsmethode auf dem Gebiete des Gehör-, Geschmack- und Farbensinns. Separatabzug aus Archiv für Anatomie und Physiologie, Physiol. Abteilung, 1909.
56. — Das Großhirn der Papageien in anatomischer und physiologischer Be-Beziehung. Anhang zu den Abhandlungen der Kgl. Preuß. Akad. d. Wissenschaft vom Jahre 1905, Berlin 1905. Referat im Neurol. Centralbl., 1906, Nr. 2.
57. — Zur Funktion des Schläfenlappens des Großhirns. Eine neue Hörprüfungsmethode bei Hunden, zugleich ein Beitrag zur Dressur als physiologische Untersuchungsmethode. Sitzungsber. der Kgl. Akad. d. Wissenschaft X., 1907. Referat im Neurol. Centralbl., 1907, Nr. 7.
58. — Über den Sitz der Tondressur bei Hunden. Centralbl. f. Physiol., 1908, Nr. 16. Referat im Neurol. Centralbl., 1909, Nr. 3.
59. M. Kassowitz, Allgemeine Biologie. IV. Bd., Wien 1906, Verlag von Moritz Perles.
60. Hermann Kranichfeld, Das Gedächtnis der Keimzelle und die Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Centralbl., 1907, Nr. 20, 21.
61. Langfeldt, Tier- und Menschenverstand. Verlag der ärztl. Rundschau, Otto Gmelin, München.
62. Jacques Loeb, Die Bedeutung der Tropismen für die Psychologie. Leipzig, Verlag von Johann Ambrosius Barth, 1909.
63. — Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig, Verlag von Johann Ambrosius Barth, 1906.
64. — Einleitungen in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie. Leipzig, Verlag von Johann Ambrosius Barth, 1899.
65. E. Mach, Populär-wissenschaftliche Vorlesungen. Leipzig, Johann Ambrosius Barth, 1910.

66. L. Merzbacher, Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems der Fledermaus. Arch. f. d. gesamte Physiol. X, C. VI, 1903, Referat im Neurol. Centralbl., 1903, Nr. 19.
67. P. J. Moebius, Die Hoffnungslosigkeit aller Psychologie. Verlag von Karl Marhold, Halle a. S., 1907.
68. C. von Monakow, Aufbau und Lokalisation der Bewegungen beim Menschen. Wiesbaden, Verlag von J. F. Bergmann, 1910 (aus dem Hirnanatomischen Institut der Universität in Zürich).
69. — Lokalisation der Gehirnfunktionen. Sonderabdruck aus der Naturwiss, Rundschau, Braunschweig, Druck von Friedrich Vieweg & Sohn.
70. — Gehirnpathologie, I. und II. Hälfte, Wien 1905, Alfred Hilden.
71. Lloyd Morgan, Instinkt und Gewohnheit. Leipzig und Berlin, Druck und Verlag von B. G. Teubner.
72. W. Ostwald, Die Energie. Leipzig, Verlag von Johann Ambrosius Barth, 1908.
73. Karl Parrot, Über den Gesang der Vögel. Separatabdruck aus dem III. Jahresbericht des Ornithol. Vereins München für 1901 und 1902.
74. Oskar Pfungst, Das Pferd des Herrn von Osten (der kluge Hans), Leipzig. Verlag von Johann Ambrosius Barth, 1907.
75. W. Preyer, Die Seele des Kindes. Leipzig, Th. Grieben's Verlag (L. Ferman), 1900.
76. Charles Richet, Essai de Psychologie générale. Paris, Felix Alcon, Editeur, 1905.
77. G. John Romanes, Die geistige Entwicklung im Tierreich nebst einer nachgelassenen Arbeit über den Instinkt von Charles Darwin. Leipzig, Ernst Günther's Verlag, 1885.
78. J. Rosenthal, Allgemeine Physiologie der Muskeln und Nerven. F. A. Brockhaus, Leipzig 1899.
79. Karl Camillo Schneider, Vorlesungen über Tierpsychologie. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, 1909.
80. W. Schoenicher, Über Tier- und Menschenseele. Stuttgart, E. Schweigerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1900.
81. Adrian Schücking, Letzte Erkenntnismöglichkeiten. Stuttgart, Verlag von Ferd. Enke, 1911.
82. P. Schultz, Gehirn und Seele. Leipzig, Verlag von Johann Ambrosius Barth, 1903.
83. Richard Semon, Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Wilhelm Engelmann's Verlag, Leipzig 1909.
84. — Die Reizbarkeit. Biol. Centralbl., 1910, Nr. 5, 6.
85. Alexander Sokolowsky, Beobachtungen über die Psyche der Menschenaffen. Frankfurt a. M., Neuer Frankfurter Verlag 1908.
86. — Aus dem Seelenleben höherer Tiere. Theod. Thomas, Leipzig 1910.
87. — Die Psyche der Menschenaffen. Die Umschau, 1909, Nr. 4.
88. Clara und William Stern, Monographie über die seelische Entwicklung des Kindes. Leipzig, Verlag von Johann Ambrosius Barth, 1907.
89. Otto zur Strassen, Die neuere Tierpsychologie. Leipzig und Berlin, Druck und Verlag von B. G. Teubner, 1908.
90. William Hanna Thomson, Das Gehirn und der Mensch. Karl Robert Langewieß'scher Verlag, Düsseldorf-Leipzig.
91. J. von Uexküll, Im Kampfe um die Tierseele. Wiesbaden, Verlag von J. F. Bergmann, 1902.
92. Max Verworn, Die Entwicklung des menschlichen Geistes. Jena, Verlag von Gustav Fischer, 1910.
93. — Allgemeine Physiologie. Jena, Verlag von Gustav Fischer, 1909.
94. — Zur Psychologie der primitiven Kunst. Verlag von Gustav Fischer, Jena 1908.

95. Max Verworn, Die Mechanik des Geisteslebens. Verlag von B. G. Teubner in Leipzig, 1907.
96. — Bemerkungen zum heutigen Stand der Neuronlehre. Medizin. Klinik, IV., 1908.
97. Hendrick de Vries, Der Mechanismus des Denkens. Bonn, Verlag von Martin Hagen, 1907.
98. Margaret Floy Washburn, The animal Mind. New-York, The Macmillon Company, 1908.
99. E. Wassmann, Menschen- und Tierseele. Köln, Verlag und Druck von J. P. Bachem, 1904.
100. — Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen, mit einem Ausblick auf die vergleichende Tierpsychologie. Stuttgart, C. Schweigerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1909.
101. — Instinkt und Intelligenz. Freiburg i. Br., Herder'sche Verlagsbuchhandlung, 1905.
102. — Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie. Freiburg i. Br., Herder'sche Verlagsbuchhandlung, 1906.
103. August Weissmann, Die Selektionstheorie. Jena, Verlag von Gustav Fischer, 1909.
104. Ludwig Wilsen, Leben und Heimat des Urmenschen. Theod. Thomas, Verlag, Leipzig 1910.
105. Wilhelm Wundt, Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele. Hamburg und Leipzig, Verlag von Leopold Voss, 1906.
106. — Naturwissenschaft und Psychologie. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, 1903.
107. R. Wurm, Tier- und Menschenseele. Frankfurt a. M., Druck und Verlag von Mehlau und Waldschmidt, 1896.
108. Heinrich Ernst Ziegler, Der Begriff des Instinkts einst und jetzt. Jena, Verlag von Gustav Fischer, 1910.
109. — Die Streitfrage der Vererbungslehre (Lamarckismus oder Weismannismus). Naturwiss. Wochenschrift, 1910, Nr. 13.
110. Th. Ziehen, Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Gehirns. I. Abschnitt, Jena, Verlag von Gustav Fischer, 1899.
111. — Leitfaden der physiologischen Psychologie. Verlag von Gustav Fischer, Jena 1911.

Th. Schwann. Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen.

Herausgegeben von F. Hünseler. Mit dem Bilde Schwann's und 4 Tafeln. 8°. 242 Seiten. (Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften Nr. 176.) Leipzig. W. Engelmann. 1910.

Als würdige Festgabe zu Schwann's hundertstem Geburtstage (7. Dez. 1910) ist in der bekannten Sammlung der Neudruck der berühmten Schrift erschienen, allen Biologen eine willkommene Gelegenheit, dieses grundlegende Werk ihren Bibliotheken einzuverleiben. Zugefügt hat der Herausgeber eine Biographie Schwann's und einige Anmerkungen über einzelne strittige Punkte. R.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. **1. Juli 1911.** **№ 13.**

Inhalt: **Hoernes**, Das Aussterben der Arten und Gattungen (Schluss). — **Wasmann**, K. Escherich, Termitenleben auf Ceylon. — **v. Frisch**, Die Pigmentzellen der Fischhaut. — Alphonse de Candolle, Zur Geschichte der Wissenschaften und der Gelehrten seit zwei Jahrhunderten nebst anderen Studien über wissenschaftliche Gegenstände, insbesondere über Vererbung und Selektion beim Menschen. — Ramsay, Vergangenes und Künftiges aus der Chemie.

Das Aussterben der Arten und Gattungen.

Von **Prof. Dr. R. Hoernes** in Graz.

(Schluss).

E. Koken nennt in seinem Referate dieses Kapitel mit Recht eines der interessantesten und anregendsten im ganzen Werke Steinmann's und ich möchte die Überzeugung aussprechen, dass die hier entwickelten Ansichten eingehendste Berücksichtigung seitens der Paläontologen und Zoologen verdienen; wenngleich es notwendig sein wird, unbewiesene und unbeweisbare Behauptungen von solchen zu trennen, die einer näheren Überprüfung wert gehalten werden müssen, wie z. B. die Annahme, dass manche Nachkommen von Steinkorallen ihre Schale eingebüßt haben und zwar, wie Steinmann eingehend erörtert, auf verschiedenem Wege. Die Ausführungen von Steinmann über die Umgestaltung und Rückbildung der Schale bei verschiedenen Gruppen der Cephalopoden, die Ableitung der mit einer nur dem Weibchen eigenen rudimentären Schale versehenen *Argonauta* von den Ammoniten, die Eduard Sueß schon vor Jahren vertreten hat (34) und die von den landläufigen Darstellungen so sehr abweichenden Darlegungen über die Stammesgeschichte der Ammoniten scheinen mir voll berechtigt.

Steinmann weist darauf hin, dass auch bei Wirbeltieren die feste Körperbedeckung eine Rückbildung erfährt und betont, dass

z. B. alle älteren Fische (mit Ausnahme der Haie und Rochen) bis zur Permzeit eine mehr oder weniger vollständige Körperbedeckung aus Knochenschildern (Panzerfische) oder aus harten Knochenschuppen (Ganoiden) besessen haben. Die Ursache dafür, dass die Körperbedeckung im Laufe der Zeit allgemein zurückgegangen ist, sieht er in der Zunahme der Muskulatur und damit der Beweglichkeit, was sich auch darin ausdrückt, dass in demselben Maß, als die Starrheit der Körperbedeckung schwindet, das Innenskelett, an das die Muskulatur sich anheftet, verknöchert. Dass Steinmann in den heutigen Stören die Nachkommen von Panzerfischen erblickt, wurde bereits erwähnt. Er tritt aber auch gegen eine monophyletische Ableitung der Teleostier von den Ganoiden ein. Seine Bemerkung „Die Wissenschaft versteht es oft meisterhaft, die fruchtbarsten Ideen für viele Jahrzehnte einzusargen," findet gerade hinsichtlich der Ganoiden eine treffliche Illustration durch die unbeachtet gebliebene Abhandlung von Rudolf Kner (35), in welcher derselbe 1866 den Ausspruch von Louis Agassiz über seine Schöpfung der Ordnung der Ganoiden „C'est le plus grand progrès que je faisais faire l'ichthyologie" durch den Nachweis der Unmöglichkeit widerlegte, die Ordnung der Ganoiden scharf zu umgrenzen, die mannigfachen Beziehungen einzelner Ganoiden- und Teleostierfamilien erörterte und — ebenso wie Peter von Blecker die ersteren nicht mehr als systematische Einheit anerkannte. Die von Steinmann vertretenen Ansichten über die Beziehungen der Ganoiden zu den Teleostiern wurden also schon vor 44 Jahren von namhaften Ichthyologen ausgesprochen.

Wie aus den vorstehenden Ausführungen erhellt, habe ich in vielen Fällen mich für die Steinmann'schen Ansichten über die Fortexistenz angeblich erloschener Gruppen, in vielen anderen freilich auch gegen dieselben geäußert. Das letztere ist auch der Fall gegenüber der Ableitung der Säugetiere von hochspezialisierten Reptilien, welche Steinmann als „*Mammoreptilia*" bezeichnete. Die von ihm eingehend zu begründen versuchte Ableitung der Delphine von den Ichthyosauriern, der Zahnwale von den Plesiosauriern und der Bartenwale von den Thalattosauriern (Pythonomorphen) habe ich gleichfalls einer eingehenden Erörterung unterzogen, die natürlich — wie schon früher auch von anderer Seite gezeigt wurde — nur ein negatives Resultat haben konnte, insofern es sich um die Verwertung der Tatsachen der vergleichenden Anatomie in bezug auf Schädelgelenkung, Zahnsystem, Bewegungsorgane handelt. Auch das Fehlen aller Bindeglieder zwischen den heutigen Walen und ihren angeblichen Vorfahren musste gegen Steinmann, der sich stets auf die historischen durch die Paläontologie zu liefernden Daten beruft, geltend gemacht werden. Im Gegensatz hierzu sprechen die paläontologischen Tat-

sachen, die zumal durch Eberhard Fraas (36) und Othenio Abel (37) bekannt gemacht wurden, sehr zugunsten der Ableitung von Creodontiern. Abel, der wohl als der beste Kenner der fossilen Cetaceen bezeichnet werden darf, weist nach, dass die *Delphinidae* weder von den *Squalodontidae* noch von den *Archaeoceti* abgeleitet werden können und dass die *Odontoceti*, die früher als geschlossenes Phylum den *Mystacoceti* gegenübergestellt wurden, einen polyphyletischen Stamm darstellen. Über die Bartenwale aber lässt sich derzeit wohl nur soviel sagen, dass sie einmal das Stadium eines polyodonten Zahnwales durchlaufen haben. Wir erhalten so ein Bild einer polyphyletischen Entwickelung der Wale, das sich freilich ganz wesentlich von dem durch Steinmann entworfenen unterscheidet und müssen nach wie vor an der Ansicht festhalten, dass die *Ichthyosauria*, *Plesiosauria* und *Pythonomorpha* ebenso ohne Nachkommen erloschen sind wie die *Dinosauria*, *Pterosauria* und andere mesozoische angebliche „*Mammoreptilia*".

Im sechsten Kapitel: „Der Mensch als Vernichter der Tier- und Pflanzenwelt" war ich bestrebt, die direkte und indirekte Zerstörung, welche der Mensch in der Welt der Organismen herbeiführt, zu erörtern und zu zeigen, dass auch die indirekte Vernichtung eine sehr große Rolle spielt. Der Einfluss der Kultur auf die Vegetation macht sich einerseits durch gewollte, andererseits durch unbeabsichtigte Einbürgerung von Pflanzen geltend, welche die Einheimischen verdrängen. Pflanzen wurden vielfach auch durch geänderte Vegetationsbedingungen, Entwaldung, Trockenlegung von Sümpfen und Mooren u. dgl. ausgerottet. In manchen Fällen kann, wie Richard von Wettstein gezeigt hat, durch Anpassung (Saisondimorphismus) (38) eine teilweise Erhaltung stattfinden. Auch in der Tierwelt finden vielfach ungewollte, indirekte Zerstörungen, Verdrängungen durch eingeschleppte Fremdlinge statt, wie z. B. die durch Fremdlinge verdrängten einheimischen Lumbriciden Argentiniens, Chiles, Australiens und des Kaps der guten Hoffnung erkennen lassen. Zumeist aber denkt man nur an die direkte brutale Ausrottung der Tiere durch den Menschen, die sich in einigen sicher beglaubigten Fällen in der Gegenwart, in viel zahlreicheren aber gewiss auch in vorhistorischer Zeit vollzogen hat. Zwei der bekanntesten Beispiele: die Ausrottung der *Rhytina Stelleri* Ill. und der *Alca impennis* L. hat K. E. von Baer in ausführlicher Weise erörtert (39) und gegen R. Owen, der für *Rhytina* einen Untergang durch physikalische Veränderungen annahm (40), gezeigt, dass die *Rhytina* lediglich durch die Verfolgung von Seite der Menschen kurze Zeit (27 Jahre) nach der Entdeckung gänzlich vertilgt wurde. Bei dem Untergang der *Alca impennis* scheint allerdings nach den von Japetus Steenstrup gesammelten Berichten (41) zu dem Verschwinden einer der letzten Kolonien bei der isländischen

Geyrfuglklippe auch die Veränderung und Beunruhigung der Brüteplätze des Vogels durch vulkanische Vorgänge beigetragen zu haben. Steinmann zählt die Steller'sche Seekuh, die Dronte, den Solitär, den Riesenalk als nachweisliche Beispiele für die Ausrottung von Tierarten durch den zivilisierten Menschen auf, während er von den Moas auf Neuseeland bemerkt, dass sie wahrscheinlich unter den Händen von unzivilisierten Ureinwohnern zugrunde gegangen seien. Gegen M. Neumayr, der sich 1887 dahin aussprach, dass uns das Aussterben der großen Diluvialtiere noch immer ein Rätsel ist (42), während V. Uhlig in der zweiten, von ihm besorgten Auflage der Neumayr'schen Erdgeschichte die Hauptursache ihres Aussterbens in der Tätigkeit des Menschen, aber vor allem in der Einengung der Verbreitung, bewirkt durch die fortschreitende Kultivierung des Bodens erblickt (43), führt Steinmann aus, dass nur eine ganz bestimmte Kategorie von Tieren während der Diluvialzeit ausgestorben ist, nämlich (von einzelnen Ausnahmen vielleicht abgesehen) keine Meerestiere, keine Wirbellosen, keine Fische und von höheren Landwirbeltieren fast ausschließlich größere jagdbare Formen oder Raubtiere, die von diesen leben. Im Gegensatz zu den tropischen, meist waldreichen Gebieten, wo, wie Steinmann meint, viele große jagdbare Formen noch heute erhalten blieben, weil sie von der ackerbautreibenden Bevölkerung nicht ausgerottet wurden, sind dieselben in den gemäßigten und kalten Klimaten, wo viele Jahrtausende, wenn nicht Hunderttausende von Jahren der vorgeschichtliche Jäger allein herrschte, zum größten Teil verschwunden. Wir verstehen auch durch diese Annahme allein das sehr ungleichzeitige Verschwinden der Jagdtiere in verschiedenen Gegenden. Alle bekannten Tatsachen sprechen dafür, dass die Menschen in Eurasien früher aufgetreten sind als in Amerika und Australien, daher erklärt sich auf einfache Weise das Fortbestehen der großen jagdbaren Tiere in Amerika, zumal in Südamerika bis in die postglaziale und historische Zeit und das gleiche dürfte auch für Australien, Neuseeland und Madagaskar zutreffen. Während ich diesen Ausführungen Steinmann's über die Rolle des Menschen als eines Vernichters beipflichte, kann ich, wie bereits bemerkt, nicht zugeben, dass er dieselbe schon seit der mittleren Tertiärzeit gespielt hat.

Im siebenten Abschnitt: „Geologische und klimatische Veränderungen als (äußere) Ursachen des Aussterbens" habe ich zunächst zwischen plötzlichen, lokalen und langsamen, weit verbreiteten Veränderungen unterschieden und darauf hingewiesen, dass die Geologen und Paläontologen im allgemeinen die Wirkungen geologischer Vorgänge auf das Aussterben von Lebewesen allzusehr zu unterschätzen geneigt sind, weil sie die Ansichten Cuvier's allzuscharf bekämpfen zu müssen glauben. Auch plötzliche, wenn schon

meist nur lokale Veränderungen, können das Aussterben von Formen mit beschränktem Verbreitungsgebiet hervorbringen, wie dies seinerzeit durch C. Vogt, neuerdings aber auch durch Steinmann erörtert wurde. Letzterer denkt dabei zunächst an vulkanische Vorgänge, dann an ungewöhnlich große Springfluten. Ich glaubte hinzufügen zu sollen, dass vielleicht noch ungleich größere Wirkungen durch einen von Ochsenius erörterten Vorgang zustande kommen können: durch das Vergiften größerer Meeresteile infolge des Ausbrechens früher unvollkommen isolierter, mit Mutterlauge gefüllter Lagunen. Steinmann glaubt jedoch, dass durch plötzliche geologische Vorgänge weder Tier- noch Pflanzenwelt im Laufe der Erdgeschichte jemals wesentlich beeinträchtigt worden wären und ist bemüht, nachzuweisen, dass auch durch langsame, weitverbreitete geologische Veränderungen kein Aussterben im großen Maßstab eintreten könne. Ich versuchte demgegenüber zu zeigen, dass solche meist über größere Flächenräume sich erstreckende Veränderungen ausgedehnte Wirkungen auf die Wanderungen, auf die Umgestaltung und schließlich auch auf das Erlöschen von Lebewesen haben müssen. Zunächst erörterte ich, dass Transgressionen und Regressionen entgegengesetzte Einflüsse auf die Bevölkerung des Meeres und des Landes ausüben mussten, dass bei neu hergestellten Verbindungen nicht, wie Steinmann annimmt, eine friedliche Mischung der vorher getrennten Bevölkerungen stattfindet, sondern eine Steigerung des Kampfes ums Dasein und dadurch eine Umprägung und teilweise auch eine Vernichtung von Formen herbeigeführt wird. Ein gutes Beispiel bietet die teilweise Verdrängung und rasche Änderung der Säugetierformen Europas gegen das Ende der Miozänzeit, als neue Verbindungen die Einwanderung einer Fauna ermöglichten, die sich in einem anderen Gebiet entwickelt hatte. Andererseits führen weitgehende Isolierungen von Meeresteilen, wenn nicht zu deren Verschwinden durch Austrocknen, so doch zur Bildung von Binnengewässern mit variablem Salzgehalt und oft weitgehender Aussüßung. Die Folgen solcher Vorgänge lassen sich an der Fauna der sarmatischen und pontischen Ablagerungen sehr klar erkennen. Die von Steinmann unterschätzten Wirkungen klimatischer Veränderungen habe ich gerade an dem auch von ihm besprochenen angeblich geringen Einfluss der letzten Kälteperiode der Erdgeschichte erörtert und zu zeigen versucht, dass ungünstige klimatische Verhältnisse viele Formen zur Auswanderung, andere zur Anpassung veranlassen, während diejenigen, welche weder auszuwandern noch sich anzupassen vermögen, aussterben. Dass das letztere im Gegensatz zu den von Steinmann entwickelten Ansichten in ausgedehntem Maße der Fall sein kann, lehrt der moderne Charakter der heutigen Tiefseefische. Steinmann zitiert den Ausspruch Zittel's: „Zwischen Pliozän und Jetztzeit gibt es, soweit

die Fische in Betracht kommen, kaum eine nennenswerte Differenz." Dieser Ausspruch gilt aber nur für jene Fische, welche in der Lage waren, den ungünstigen Einflüssen der Kälteperiode auszuweichen, nicht aber für die hochspezialisierten Tiefseefische, die weder imstande waren, andere Regionen des Meeres aufzusuchen noch auch sich den geänderten Temperaturverhältnissen der hochgradig abgekühlten Meerestiefen anzupassen vermochten. O. Abel hat dargelegt, dass das vollständige Fehlen altertümlicher Fische in der heutigen Tiefsee ohne Zweifel durch die während der Eiszeit eingetretene Vernichtung der tertiären Tiefseefischfauna herbeigeführt wurde, wobei er sich auf die durch Boulenger mitgeteilte Beobachtung stützt, dass ein der Familie der *Pseudochromiidae* angehöriger Fisch: *Lopholatilus chamaeleonticeps*, gewohnt, im warmen Wasser des Golfstromes zu leben, im Jahre 1882 in großer Menge zugrunde ging, da durch eine Reihe ungewöhnlich heftiger Stürme das warme Wasser zur Seite getrieben wurde (44).

Das achte und letzte Kapitel gilt der Erörterung der inneren (ererbten) Ursachen des Aussterbens. K. E. v. Baer hat sich in seiner Abhandlung über das Aussterben der Tierarten in physiologischer und nichtphysiologischer Hinsicht (39) mit großer Entschiedenheit gegen das Aussterben aus inneren Gründen ausgesprochen. Er meint, dass Beweise für eine im Lebensprozess selbst liegende, also rein physiologische Notwendigkeit des Unterganges weder empirisch nachgewiesen noch theoretisch wahrscheinlich gemacht worden wäre. Bei Besprechung der Möglichkeit des Aussterbens infolge von Veränderungen der äußeren Natur aber sagt er, dass man einen Untergang dieser Art allerdings auch einen physiologischen nennen könnte, weil die Bedingungen zur Fortexistenz der Arten nicht mehr genügen, doch wäre dies nur ein äußerer Grund. Dann aber bespricht er die Unterschiede, welche frühere Epochen in bezug auf physikalische Verhältnisse dargeboten haben mögen und sagt, dass infolgedessen „keine Tierform der alten Zeit in viel späterer bestehen konnte, wenn ihr Lebensprozess nicht eine sehr große Biegsamkeit besaß. Eine solche Biegsamkeit wäre aber nur dadurch möglich, dass der Lebensprozess die typische Form des Organismus allmählich umgebaut hätte." Setzen wir an Stelle des von K. E. von Baer gebrauchten Wortes „Biegsamkeit" den Begriff „Anpassungsfähigkeit", so gelangen wir zu den modernen Anschauungen über die Ursachen des Aussterbens, die allerdings auch in inneren Gründen, eben in der Beschränkung der Anpassungsfähigkeit gelegen sind. Wie schon aus früheren Ausführungen hervorgeht, teile ich die Ansichten von E. Cope, C. Emery, D. Rosa, Ch. Depéret und anderen Autoren, welche die Ursachen des Aussterbens der Arten, Gattungen und größeren Gruppen nur zum Teil in äußeren Einwirkungen sehen, zum Teil

aber in den aussterbenden Organismen selbst suchen. Alle Möglichkeiten, den Gefahren, welche ebenso dem Individuum wie der Art drohen, zu entrinnen, werden schließlich durch die Anpassungsfähigkeit bestimmt, die, wie schon früher gezeigt wurde, keine unbegrenzte ist. Ernst Haeckel ist allerdings für die Annahme einer unbeschränkten Anpassungsmöglichkeit eingetreten. Er sagt (45): „Ein achtes und letztes Anpassungsgesetz können wir als das Gesetz der unbeschränkten oder unendlichen Anpassung bezeichnen." Er selbst macht aber eine beschränkende Bemerkung: „Allerdings scheint für jeden Organismus eine Grenze der Anpassungsfähigkeit durch den Typus seines Stammes oder Phylums gegeben, d. h. durch die wesentlichen Grundeigenschaften dieses Stammes, welche von dem gemeinsamen Stammvater desselben ererbt sind und sich durch konservative Vererbung auf alle Deszendenten desselben übertragen." Rosa bemerkt dazu: „Dieses letzte Zugeständnis ist von schwerwiegender Bedeutung, denn es ist nicht ersichtlich, warum sich das, was er in bezug auf die Charaktere des Stammes zugibt, nicht auch auf seine Unterabteilungen ausdehnen lässt." Die Anpassungsfähigkeit aller Lebewesen ist zweifellos bedingt durch den Werdegang derselben und diese Beeinflussung muss sich durch die gesamten Stämme bis in ihre letzten Verzweigungen fortsetzen. Diese unterliegen dann zwei einander entgegengesetzten Kräften, der Vererbung, welche wir als konservativen, der Anpassung, welche wir als fortschrittlichen Faktor bezeichnen können. Es wird nun zweifellos Formen geben, bei welchen der erstere Faktor der bei weitem stärkere ist, so dass Anpassung an äußere Bedingungen nur in sehr geringem Maße oder gar nicht stattfinden kann, und andere — wie K. E. von Baer sagt: „biegsame", bei welchen die Vererbung der im Laufe der Entwickelung erworbenen Eigenschaften nicht imstande ist, die Anpassung an äußere Bedingungen zu hemmen. Die Beschränkung der Variabilität und sohin der Anpassungsfähigkeit ist durch die Vererbung bedingt. Diese also ist es, die wir in letzter Linie verantwortlich machen müssen dafür, dass so viele Arten, Gattungen und größere Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches nicht imstande waren, den geänderten Verhältnissen der Umgebung durch geeignete Anpassung Widerstand zu leisten oder den Kampf ums Dasein siegreich zu bestehen.

M. Neumayr hat mit Recht betont, dass wir von zahlreichen ausgestorbenen Formen früherer Formationen die biologischen Verhältnisse zu wenig kennen, so dass wir nicht imstande sind, zu sagen, welchen Formen sie im Kampfe ums Dasein unterlegen sein mögen, und Darwin sagt über das Problem des Aussterbens: „Das Erlöschen darf uns nicht wundernehmen; wenn uns etwas wundern müsste, so sollte es vielmehr unsere einen Augenblick lang genährte

Anmaßung sein, die vielen verwickelten Bedingungen zu begreifen, von welchen das Dasein einer jeden Spezies abhängig ist" (46). Wenn wir aber auch nicht imstande sind — und auch wohl nie imstande sein werden — in allen einzelnen Fällen die Ursache des Aussterbens mit Bestimmtheit zu erkennen, so muss doch zugegeben werden, dass im allgemeinen der Ausspruch Depéret's volle Gültigkeit besitzt, dass der Mechanismus des Aussterbens immer klarer zutage tritt.

Literatur.

1. C. Emery: Gedanken zur Deszendenz- und Vererbungstheorie. Biol. Centralbl., XIII, 1893, S. 417—420.
2. E. Wasmann: Die moderne Biologie und die Entwickelungstheorie. 2. Aufl., Freiburg 1904, S. 172.
3. E. Cope, Primary factors of organic evolution. Chicago 1896, S. 172—175.
4. R. Hoernes: Das Aussterben der Arten und Gattungen sowie der größeren Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches. Festschrift der k. k. Karl Franzens Universität in Graz f. d. Studienjahr 1910/11, Graz 1911.
5. L. Waagen: Die Entwickelungslehre und die Tatsachen der Paläontologie. München 1909, S. 40.
6. Ch. Depéret: Die Umbildung der Tierwelt, eine Einführung in die Entwickelungsgeschichte auf paläontologischer Grundlage. Stuttgart 1909.
7. G. Steinmann: Paläontologie und Abstammungslehre am Ende des Jahrhunderts. Rede gehalten bei der Übernahme des Prorektorates der Albert Ludwigs-Universität, Freiburg i. B. 1899.
8. — Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Leipzig 1908.
9. E. Koken: Referat über G. Steinmann: Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, 1909, II, S. 470—480.
10. M. Neumayr: Die Stämme des Tierreiches. Wien und Prag 1889, S. 149.
11. R. Bonnet und G. Steinmann: Die „Eolithen" des Oligozäns in Belgien. Sitzungsber. der Niederrhein. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn. Jahrg. 1909.
12. K. A. v. Zittel: Handbuch der Paläontologie, I. München und Leipzig 1876, S. 25—42, sowie: Geschichte der Geologie und Paläontologie bis Ende des 19. Jahrhunderts. München und Leipzig 1899.
13. O. Reich: Karl Ernst Adolf von Hoff, der Bahnbrecher moderner Geologie. Leipzig 1905.
14. E. v. Mojsisovics: Die Dolomitriffe von Südtirol und Venetien. Wien 1879, S. 4.
15. W. Kowalewsky: Monographie der Gattung *Anthracotherium* und Versuch einer natürlichen Klassifikation der Huftiere. Paläontographica XXII, 1873.
16. C. Vogt: Lehrbuch der Geologie und Petrefaktenkunde. 4. Aufl., Braunschweig 1879, II. Bd., S. 492.
17. A. Weismann: Über Leben und Tod, eine biologische Untersuchung. Jena 1884.
18. M. Hartmann: Tod und Fortpflanzung. Eine biologische Betrachtung. München 1906.
19. F. Auerbach: Ektropismus oder die physikalische Theorie des Lebens. Leipzig 1910.
20. J. Rosenthal: Besprechung von Auerbach's unter 19 angeführter Schrift. Biolog. Centralbl., XXX. Bd., 1910, Nr. 19.
21. A. Cohen-Kysper: Versuch einer mechanischen Analyse der Veränderungen vitaler Systeme. Leipzig 1910.

22. D. Rosa: La riduzione progressiva della variabilità e i suoi rapporti coll' estinzione e coll' origine delle specie. Torino 1899.
23. — Die progressive Reduktion der Variabilität und ihre Beziehungen zum Aussterben und zur Entstehung der Arten. Im Einverständnis mit dem Verfasser aus dem Italienischen übersetzt von H. Bosshard. Jena 1903.
24. A. v. Mojsisovics: Über eine seltene (neue) Varietät des *Acipenser ruthenus*. Sitzungsber. der Wiener Akademie, math. nat. Cl., Bd. 101, 1892.
25. E. Koken: Paläontologie und Deszendenzlehre. Vortrag gehalten in der allgemeinen Sitzung der naturwissenschaftlichen Hauptgruppe der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Hamburg am 26. September 1901, Jena 1902, S. 20 und 21.
26. G. Baur: On the morphology and origin of the Ichthyopterygia. American Naturalist 1887, S. 840.
27. W. Kükenthal: Über die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Rede gehalten am 17. Mai 1890 in der Aula der Universität zu Jena, Zoolg. Jahrb. V, S. 393.
28. O. Abel: Über ein Endglied des Ichthyosaurierstammes aus der Kreide. Verhandl. d. k. k. zoolog.-botan. Gesellsch. in Wien, Jahrg. 1908, S. 43.
29. — Angriffswaffen und Verteidigungsmittel fossiler Wirbeltiere. Verhandl. d. k. k. zoolog.-botan. Gesellsch., Wien 1908, S. 207.
30. F. Krašan: Über regressive Formenerscheinungen bei (*Quercus sessiliflora* Sm. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, math. nat. Cl., 95. Bd., 1887.
31. C. v. Ettingshausen und F. Krašan: Beiträge zur Erforschung der atavistischen Formen an lebenden Pflanzen. Denkschriften der Wiener Akademie, math. nat. Cl., I 54. Bd. und II 55. Bd., 1888; III 56. Bd., 1889.
32. A. Noë von Archenegg: Über atavistische Blattformen des Tulpenbaumes. Denkschr. d. Wiener Akademie, math. nat. Cl., 61. Bd., 1894.
33. R. Hoernes: Über Eolithen. Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark, Bd. 45, Jahrg. 1908, S. 371—402 und: Über Eolithen. Vortrag gehalten in der Abteilung für Anthropologie der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Salzburg 1909, Ber. S. 217 u. 218.
34. E. Sueß: Über Ammoniten, II. Die Zusammensetzung der spiralen Schale. Sitzungsber. der Wiener Akademie, I. Abt., 61. Bd., 1870.
35. R. Kner: Betrachtungen über die Ganoiden als natürliche Ordnung. Sitzungsber. der Wiener Akademie, I. Abt., 54. Bd., 1866.
36. E. Fraas: Neue Zeuglodonten aus dem unteren Mitteleozän vom Mokattam bei Kairo. Geolog. u. paläontolog. Abhandl. von Dames und Kayser, Bd. X, 1904.
37. O. Abel: Die phylogenetische Entwickelung des Cetaceengebisses und die systematische Stellung der Physeteriden. Verhandl. der deutschen zoologischen Gesellschaft 1905 und: Eine Stammtype der Delphiniden aus dem Miozän der Halbinsel Tuman. Jahrbuch der k. k. geolog. Reichsanst. Wien, 55. Bd., 1905.
38. R. v. Wettstein: Deszendenztheoretische Untersuchungen: 1. Untersuchungen über den Saisondimorphismus im Pflanzenreiche. Denkschr. d. Wiener Akademie, Bd. 70, 1900, S. 395—446.
39. K. E. v. Baer: Untersuchungen über die ehemalige Verbreitung und die gänzliche Vertilgung der von Steller beobachteten nordischen Seekuh (*Rhytina* Ill.). Mémoires de l'Academie de St. Petersbourg, VIe sér., T. V., p. 53—80; ferner: Über das Aussterben der Tierarten in physiologischer und nichtphysiologischer Hinsicht überhaupt und den Untergang von Arten, die mit dem Menschen zusammengelebt haben, insbesondere. Mélanges biologiques tirés du Bulletin de l'Academie imp. des sciences de St. Peterbourg, T. IV.

40. R. Owen: Palaeontology or a systematic summary of extinct animals and their geological relations, 1860, S. 400.
41. J. Steenstrup: In Vedensk. Med. f. d. naturhist. Förening: Kjöbenhavn for Aaret 1855 (zitiert nach K. E. v. Baer).
42. M. Neumayr: Erdgeschichte (erste Auflage). Leipzig 1887, II. Bd., S. 615.
43. V. Uhlig: Erdgeschichte (zweite Auflage). Leipzig und Wien 1895, II. Bd., S. 452.
44. O. Abel: Die Anpassungsform der Wirbeltiere an das Meeresleben. Vorträge des Vereins z. Verbr. naturwiss. Kenntnisse in Wien, 48. Jahrg., 1908, Heft 14.
45. E. Haeckel: Natürliche Schöpfungsgeschichte. 8. Aufl., Berlin 1889, S. 235.
46. Ch. Darwin: Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe ums Dasein. Deutsche Ausgabe von C. V. Carus, 6. Aufl., Stuttgart 1876, S. 406.

K. Escherich, Termitenleben auf Ceylon[1]).

(Zugleich 189. Beitrag zur Kenntnis der Termitophilen.)

Von **E. Wasmann S. J.** (Valkenburg, Holland).

In dem anregend geschriebenen Buche, dessen Stil großenteils für weitere Kreise bestimmt zu sein scheint, gibt der Verf. eine Schilderung seiner Termitenbeobachtungen auf Ceylon, die er während eines achtwöchentlichen Aufenthaltes im Frühjahr 1910 daselbst angestellt hat.

Im Vorwort (S. V—IX) wird ein allgemeiner Überblick über das Ergebnis der Expedition geboten. Escherich tritt daselbst für die schon 1909 von ihm aufgestellte Behauptung ein, dass „die Biologie der Termiten zu dem interessantesten Kapitel tierischer Lebenskunde überhaupt gehört und zweifellos den Kulminationspunkt des sozialen Tierlebens darstellt". Dem vom Referenten[2]) und von andern früher erhobenen Einwand, dass dies wohl für die weitergehende Spezialisierung der Kasten, für die Volkszahl und die Großartigkeit der Bauten, aber nicht für die individuelle Betätigung der Instinkte der Termiten im Vergleich zu jenen der Ameisen zutreffe, spricht er hier jede Berechtigung ab und verweist, um jenen Einwand zu widerlegen, auf die im III. Kapitel von ihm mitgeteilten Kämpfe der Termiten. Wer jedoch die in jenem Abschnitte berichteten Tatsachen durchprüft, findet daselbst den Beweis für die Behauptung nicht, „dass die Mannigfaltigkeit der individuellen Instinktbetätigung, relativ betrachtet, bei den Termiten heute bereits eine

1) Neue Studien zur Soziologie der Tiere. Zugleich ein Kapitel kolonialer Forstentomologie. Mit einem systematischen Anhang mit Beiträgen von A. Forel, N. Holmgren, W. Michaelsen, F. Schimmer, F. Silvestri und E. Wasmann. Mit 3 Taf. u. 68 Abbildungen im Text. 8°, XXXII u. 262 S., Mk. 6,50, geb. Mk. 7,50, Jena, G. Fischer, 1911.

2) Escherich's neue Termitenstudie (Biol. Centralbl. 1909, S. 216—224).

größere ist als bei den Ameisen". Escherich verwechselt nämlich die Mannigfaltigkeit der spezifischen Instinktbetätigung, die hauptsächlich auf der größeren morphologischen Spezialisierung der Kasten, besonders der Soldatenkaste, beruht, mit der Mannigfaltigkeit und Plastizität der individuellen Instinktbetätigung, wie wir unten noch näher zeigen werden. Bei der hohen Begeisterung des Verf. für seine Termitenbeobachtungen ist es wohl entschuldbar, dass er die Ergebnisse derselben, namentlich in einem populär gehaltenen Berichte, möglichst rosig schilderte. Die Kritik, die wir an manchen seiner Schlussfolgerungen, insbesondere auch an seiner Umdeutung des „Symphilieinstinktes" üben müssen, tut übrigens dem Werte der mannigfaltigen positiven Ergebnisse, die in seinem „Termitenleben auf Ceylon" enthalten sind, keinen Eintrag.

Auf das Vorwort folgt ein Inhaltsverzeichnis und ein Verzeichnis der Abbildungen und dann als „Einleitung" eine Beschreibung der Reise des Verf. (S. XIX—XXXI). Hierauf beginnt der eigentliche Inhalt des Buches.

Das I. Kapitel behandelt die „Hügelbauer", das II. die „Kartonfabrikanten", das III. „Verschiedene Beobachtungen und Versuche im Laboratorium etc.", das IV. endlich „Ökonomisches". Darauf folgt (S. 180—252) der „Systematische Anhang" von den Mitarbeitern des Verf., wo die Bestimmung und Beschreibung der Arten enthalten ist. Ein Literaturverzeichnis, Namenregister und Sachregister bilden den Schluss. Wir wollen nun den Inhalt der vier Kapitel kurz angeben und gelegentlich sachliche Ergänzungen und kritische Bemerkungen beifügen.

I. „Die Hügelbauer."

Hier bespricht Escherich die Hügelbauten der Ceylontermiten, ihre Bewohner, die Genese der Hügel und deren Baumethode.

Die Termitenhügel dieser Insel (ebenso wie jene des ostindisch-malaiischen Gebietes überhaupt) erreichen nicht die Höhe und den Umfang mancher afrikanischen und australischen Bauten, bilden aber trotzdem einen charakteristischen Zug der Landschaft und sind sehr wechselnd in Form und Größe. Man kennt bisher auf Ceylon nur zwei Hügelbauer, *Termes Redemanni* Wasm. und *obscuriceps* Wasm., die sich aber an ihren Hügeln nicht unterscheiden lassen, indem deren Formen innerhalb derselben Variationsgrenzen sich bewegen; aber in den Pilzgärten dieser beiden Arten besteht ein bemerkenswerter Unterschied. In dem innern Bau der Hügel lassen sich nur drei konzentrische Schichten unterscheiden, die Königszelle, die Pilzkammerschicht und der Mantel. Eine vierte Schicht, die Brutschicht, fehlt, indem die Brut in den Pilzkammern untergebracht ist und zwar die jüngsten Stadien in der Nähe der

Königszelle. (Ebenso verhält es sich nach den Beobachtungen von P. J. Assmuth 1902 auch bei den Hügeln von *T. obesus* Ramb. in Vorderindien.) Zu dem oberirdischen Hügel kommt noch ein mehr oder weniger tief in den Boden hinabreichender unterirdischer Nestteil. (Auf letzteren hat auch schon E. Luja bei den Hügeln von *T. natalensis* am unteren Kongo aufmerksam gemacht.)[3]) Der unterirdische Teil steht durch ein ausgedehntes Gangsystem mit der Umwelt in Verbindung. Ja es gibt sogar ganz unterirdische Nester, und zwar nicht bloß junge, sondern auch schon ältere. Den Zentralkern des Hügels bildet die meist in der Mitte der Basalfläche liegende, dickwandige Königszelle, die auch den Ausgangspunkt für die Genese der Nester darstellt. Die Königszelle wird mit dem Wachstum der Königin in gleichem Maße erweitert; noch größer wird die Zelle natürlich da, wo mehrere Königinnen vorhanden sind. Auf einen Punkt möchte ich noch aufmerksam machen, welchen Escherich nicht erwähnt, den ich aber an einer Königszelle von *Termes obesus* aus Khandala (Vorderindien) bemerkte, welche P. Assmuth 1902 mir sandte. Wenn man über den Boden der Königszelle mit dem Finger fährt, so fühlt man auf derselben eine ungefähr 7 cm lange und 2,5 cm breite, schwach vertiefte, glatte Fläche von lang elliptischem Umriss. Dies ist die Stelle, wo die Königin lag, und die Vertiefung und Polierung dieser Fläche ist wahrscheinlich als eine Folge der Reibung der Ventralseite des Hinterleibs der Königin auf der Unterlage zu betrachten. Da eine alte Königin wohl sicher 10 Jahre in derselben Zelle verweilt, lässt sich diese Reibungswirkung leicht begreifen.

Die Pilzgärten behandelt Escherich S. 23 ff. Diese badeschwammartigen Gebilde haben eine etwas verschiedene Struktur bei verschiedenen Arten, bei *Termes Redemanni* Wasm., *obscuriceps* Wasm., *ceylonicus* Wasm. und *Microtermes globicola* Wasm. Auf letzterem Pilzgarten, dessen Original in meiner Sammlung sich befindet, sieht man unter der Lupe noch die kleinen weißen Knöpfchen, welche die Mycelköpfchen des Pilzes darstellen. Die von Petch festgestellte Conidienform (Hutpilzform) des Termitenpilzes *Volvaria eurhiza* von *T. Redemanni* und *obscuriceps* ist eine zweifache, eine Armillariaform und eine Pluteusform.

Die Genese der Pilzgärten ist insofern noch unbekannt, als man das Material nicht kennt, auf welchem die Termiten ihre Pilzbeete züchten. Escherich (S. 30) meint, manche Umstände sprächen dafür, dass die Termiten „lediglich ihre Exkremente dazu benutzen". Dies ist auch die Ansicht von Petch, den Escherich zitiert. Weiterhin (S. 32) erwähnt er jedoch eine Beobachtung, die mir

3) Vgl. Wasmann, Zur Kenntnis der Termiten und Termitengäste vom belgischen Kongo in: Revue Zoologique Africaine, Brüssel 1911, Fasc. 1 u. 2, S. 94 u. Fig. 1.

nicht ohne Bedeutung zu sein scheint. „In verschiedenen Hügeln von *obscuriceps* befanden sich in den Kammern und zwar entweder unter dem Pilzgarten oder abseits von demselben in irgendeiner Ecke ziemlich große Haufen aus verschieden gefärbten kleinen Pflanzenteilchen, die sich als unverdaute (resp. unverarbeitete) Stückchen von Blättern, Rinde, Kokospalmenwurzel u. s. w. erwiesen." Escherich ist geneigt, sie als Abfallhaufen zu betrachten, zumal sie in manchen Hügeln ganz fehlten. Ich möchte hier eine Beobachtung Luja's von Sankuru am unteren Kongo erwähnen[4]), der in einem großen Hügel von *T. natalensis* in mehreren Kammern eine Menge ziemlich regelmäßig geformter, halbkreisförmiger, trockener Blattstücke aufgespeichert fand, die mir vorlagen und eine Länge von 1–2 cm bei einer Breite von 0,5—1 cm besitzen. Hier handelt es sich offenbar nicht um Abfallhaufen, sondern um eingetragene Vorräte, die von den Erntezügen der Termiten herstammen. Wie diese Vorräte weiter zur Pilzkultur verwendet werden, wissen wir allerdings noch nicht.

Bei den Hügelbewohnern (S. 35) bespricht der Verf. zuerst die Hauptbewohner und dann die Nebenbewohner. Die Hauptbewohner, d. h. die Erbauer der betreffenden Hügel, sind auch in ihrer Soldatenkaste relativ harmlos im Vergleich zu den wehrhaften großen afrikanischen *Termes*-Arten. Als Waffe dient ihnen neben ihren Kiefern ein Speicheldrüsensekret, das sie beim Bisse aus dem Munde treten lassen, und welches rote, später braun werdende Flecke auf der Haut zurücklässt. Die Arbeiterkaste ist meist viel volkreicher als die Soldatenkaste, entzieht sich aber beim Öffnen der Hügel eilig durch die Flucht in die Tiefe, während die Soldaten kampfbereit herausstürzen. Hier schiebt der Verf. (S. 38ff.) einen Exkurs ein über die vorgebliche „große oder absolute Lichtscheuheit" der Termiten, die er auf Grund seiner Beobachtungen völlig in Abrede stellt (vgl. auch S. 70, 76, 95, 130, 160ff.). Wir wollen diese Stellen hier im Zusammenhange behandeln.

Darin hat Escherich ohne Zweifel recht, dass die Termitenarbeiter nicht „negativ heliotropisch" im Sinne der Tropismentheorie sind, wenn sie beim Eröffnen des Baues in die Tiefe flüchten, ebensowenig wie die Soldaten, die bei derselben Gelegenheit dem Lichte entgegeneilen, „positiv heliotropisch" genannt werden dürfen. Das Benehmen beider beruht nicht auf Heliotropismus, sondern auf den verschiedenen Instinkten der beiden Kasten, die durch dieselben Sinneseindrücke zu entgegengesetzter Handlungsweise veranlasst werden, die Arbeiter zur Flucht, die Soldaten zur Verteidigung. Die rein nervenphysiologische Erklärung durch Tropismen versagt hier, weil psychische Elemente in den Vorgang eingreifen.

4) Näher berichtet wird über dieselbe in der obenerwähnten Arbeit über die Termiten und Termitophilen vom Kongo S. 94.

„Lichtscheu" sind die Termiten eigentlich ebensowenig als sie „lichtfreundlich" sind. Tatsache ist jedoch, dass die Arbeiter und Soldaten der meisten Termiten für gewöhnlich lichtfern leben und dementsprechend auch blass gefärbt sind, während sie bei anderen weniger lichtfern lebenden Arten (z. B. *Eutermes monoceros* und *Termes Lilljeborgi*) eine fast schwarze Färbung zeigen. Beide Kolorite hängen mit der Lebensweise zusammen, und zwar ist die dunkle Färbung, wie auch Escherich richtig bemerkt, die sekundär erworbene.

Escherich hat ferner (S. 160ff.) gezeigt, dass die Termiten unempfindlich sind für die Farbendifferenzen verschiedenfarbiger Gläser, die man über ihre künstlichen Nester deckt. Allerdings lässt sich hieraus noch kein Schluss ziehen auf ihre völlige Unempfindlichkeit für Hell und Dunkel. Aber der eigentliche Grund dafür, weshalb die Termiten ihre Exkursionen hauptsächlich bei Nacht oder in bedeckten Gängen unternehmen, dürfte doch nicht in ihrer „Lichtscheu" liegen, sondern im Schutzbedürfnis gegen die Austrocknung ihrer weichen Körper und gegen die Angriffe von Ameisen und anderen Feinden.

Es sei jedoch darauf aufmerksam gemacht, dass ich schon vor 20 Jahren[5]) bei Besprechung der vorgeblichen Lichtscheuheit der kleinen gelben, fast blinden Diebsameise *Solenopsis fugax* gezeigt habe, dass der Begriff „lichtscheu" bei diesen hypogäen Ameisen überhaupt falsch angebracht ist und durch den Begriff „lichtfremd" ersetzt werden muss. Obwohl nämlich diese Ameise für gewöhnlich ganz in der Erde verborgen lebt, so ist sie doch in den Beobachtungsnestern viel weniger lichtscheu als andere dunkel gefärbte Ameisen, welche außerhalb ihrer Nester das Sonnenlicht nicht scheuen. Innerhalb der Nester scheuen letztere das Licht aber sogar mehr als die kleinen Diebsameisen. Wenn man z. B. eine *Formica*-Art zugleich mit jener *Solenopsis* in einem Glasnest hält, dessen Wände frei dem Lichte ausgesetzt sind, so verkleben die *Formica* die Glaswand mit Erde, während die *Solenopsis* dem Lichte sich ungescheut aussetzen und nicht bloß ihr Ganggeflecht, sondern auch ihre Brutkammern unmittelbar an der lichtdurchlässigen Glaswand anlegen. Weil diese Ameisen fast blind sind, deshalb sind sie kaum lichtempfindlich. Man kann sie daher nicht lichtscheu nennen, wohl aber lichtfremd. Diese Unterscheidung dürfte auch die richtigen Gesichtspunkte ergeben für das Verhalten der ganz blinden Termitenkasten gegenüber dem Lichte.

Es sei hier noch auf eine Hypothese E. Bugnions[6]) aufmerksam gemacht bezüglich des Verhaltens der Termiten gegenüber den

5) Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen, 1891, S. 26—27.

6) Observations relatives à l'industrie des termites (Ann. Soc. Ent. France, LXXIX (1910), p. 129—144), p. 131.

Lichteinflüssen. Er glaubt ihnen außer dem hochentwickelten Tastsinn der Fühler und Palpen und außer dem topochemischen Geruchssinn noch eine „faculté photométrique“ zuschreiben zu müssen, vermöge deren auch die blinden asexuellen Kasten so lebhaft auf Lichtwechsel reagieren, wenn z. B. plötzliche Helligkeit in das gewöhnlich dunkle Nestinnere dringt. Er ist also, abweichend von Escherich, der Ansicht, dass die Termiten lichtempfindlich sind. Weitere Versuche in Beobachtungsnestern müssen noch darüber entscheiden, ob die Lichtstrahlen als solche es sind, auf welche die Termiten in jenem Falle reagieren, oder die begleitenden Wärmestrahlen und die in das geöffnete Nest eindringende trockene Luft.

Die Zahl der Königinnen beträgt bei *Termes obscuriceps* und *Redemanni* nach Escherich manchmal mehr als eine in einer Kolonie und in einer Königszelle. (Für *T. obesus* gilt nach den Beobachtungen von P. Heim und Assmuth 1902 dasselbe.) Escherich berichtet (S. 45), dass bei *T. malayanus* im botanischen Garten von Singapore einmal 5 und einmal 8 Königinnen in einer und derselben Zelle angetroffen wurden. Im ersteren Fall waren auch 5 Könige bei den 5 Königinnen. Escherich fand ebenfalls bei 2 Königinnen auch stets 2 Könige in der Königszelle, und er glaubt deshalb, „dass die Zahl der Könige sich nach der Zahl der Königinnen richte“. Ob dies allgemein zutrifft, müsste wohl abgewartet werden. E. Luja z. B. fand am unteren Kongo in einem Bau von *T. natalensis* in einer sehr großen Königszelle zwar vier Königinnen, aber nur zwei Könige. Bei den großen afrikanischen *Termes*-Arten scheint übrigens nach den bisherigen Funden die Zwei- oder Mehrzahl der Königinnen in einer Kolonie viel seltener vorzukommen als bei den kleineren *Termes*-Arten des indisch-malaiischen Gebietes.

Darüber, ob auch in den jungen Kolonien schon Soldaten vorhanden sind, bezw. über den Zeitpunkt in der Entwickelung der Kolonie, wo sie zuerst auftreten, findet sich bei Escherich keine Angabe. Ich mache deshalb darauf aufmerksam, weil E. Luja am unteren Kongo in einem kleinen Bau von *T. natalensis* bei einer kleinen, jungen Königin und Arbeitern (unter Maximalgröße) noch keine Soldaten fand. Voeltzkow traf ferner auf Sansibar eine Kolonie von *T. bellicosus* (subsp. *sansibarita* Wasm.), in welcher keine großen Soldaten, wohl aber zahlreiche kleine vorhanden waren. Ob es sich im letzteren Falle um ein jüngeres Entwickelungsstadium einer *bellicosus*-Kolonie handelte oder um eine eigene Subspezies, bei welcher die große Soldatenform fehlt, bleibt noch aufzuklären. Nach dem obigen Fund von Luja scheint mir die erstere Annahme wahrscheinlicher.

Das Schwärmen der geflügelten Geschlechter der Hügeltermiten hat Escherich nicht selbst beobachtet; er zitiert aber

dafür einige interessante Notizen von E. Bugnion (S. 47ff.). Hiernach erfolgt das Schwärmen teils bei heiterem Wetter, teils auch während schwerer Regengüsse. Die schon bekannten „Liebesspaziergänge" der Termitenpärchen konnte Escherich selber beobachten.

Die Nebenbewohner der Termitenhügel Ceylons (S. 50ff.) sind teils andere Termiten oder andere gesellige Insekten (Ameisen), teils einzellebende Insekten (Termitophilen im engeren Sinne).

Für das Zusammenleben von Termiten verschiedener Arten bestätigt Escherich die Wahrnehmungen Holmgren's und anderer Forscher, dass bisher nur zusammengesetzte Nester, aber nicht gemischte Kolonien bekannt sind. Vom vergleichend-psychologischen Standpunkt aus stehen also die Termiten hierin einstweilen hinter den Ameisen zurück, was ich eigens hervorheben möchte. Auf Ceylon scheinen die Arten der Gattung *Capritermes* (wie auch schon die Funde von Redemann und W. Horn angedeutet hatten) und vielleicht ein *Eutermes* (*Escherichi* Holmgr.) zu den regelmäßigen Symbionten anderer Termiten zu gehören, während das Zusammenleben mancher anderer Arten nur ein zufälliges ist. *Microcerotermes globicola* Wasm., der von W. Horn bei *Termes Redemanni* angetroffen wurde, zählt wohl ebenfalls zu den gesetzmäßigen Gast- bezw. Diebstermiten.

Unter den Beziehungen der Ameisen zu den Termiten fand Escherich (S. 59ff.) auf Ceylon kein Beispiel eines Schutzverhältnisses (Phylakobiose), wie es für *Camponotus termitarius* Em. in Südbrasilien durch eine Reihe von Beobachtern (Schupp, Heyer, v. Ihering, Dutra etc.) sehr wahrscheinlich gemacht ist[7]). Zahlreich waren dagegen die feindlichen Beziehungen, indem Ameisenarten als Räuber in den Termitennestern sich eingenistet hatten. Zu den wahrscheinlich gesetzmäßig bei Termiten lebenden kleinen Ameisen gehören nach Escherich *Oligomyrmex taprobanae* For. und *Paedalgus Escherichi* For. Bei letzterer Art besteht ein riesiger Größenunterschied zwischen Königin und Arbeiterin, ähnlich wie bei *Carebara vidua* Fr. Sm. in Afrika; vermutlich ist sie gleich letzterer eine Diebsameise. Das winzig kleine blinde *Monomorium decamerum* Em, welches W. Horn bei *Microtermes globicola* in Hügeln von *Termes Redemanni* auf Ceylon als Diebsameise entdeckt hatte, wurde von Escherich nicht gefunden und ist auch bei ihm nicht erwähnt.

Gering war Escherich's Ausbeute an nichtsozialen, bei Termiten lebenden Insekten etc., d. h. an Termitophilen im engeren Sinne. Während Nietner vor 60 Jahren in den Hügelbauten von „*Termes fatalis* König" auf Ceylon zahlreiche termitophile Staphy-

7) Wasmann, Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen (Allg. Ztschr. f. Entomol. 1901—1902) Sep. S. 53ff.

liniden fand, während ferner P. Assmuth und P. Heim bei *Termes obesus* Ramb. (und dessen Rassen), welcher mit *T. Redemanni* und *obscuriceps* Wasm. sowohl morphologisch als biologisch nahe verwandt ist, eine Menge der interessantesten Termitengäste besonders an Coleopteren und Dipteren entdeckten, bestand Escherich's Ausbeute aus den Hügelnestern auf Ceylon lediglich aus einigen Carabiden, nämlich aus einer *Orthogonius*-Art (*acutangulus* Chaud.) in zahlreichen Larven und einigen Imagines und aus einer *Helluodes*-Art (*taprobanae* Westw.), beide schon von früher aus ceylonischen Termitennestern bekannt; ferner aus einem einzigen Individuum eines Staphyliniden (*Termitodiscus Escherichi* Wasm. n. sp.), einer einzigen Ameisengrille (*Myrmecophila Escherichi* Schimm. n. sp.), einigen Lepismatiden (*Platystylea Greeni* Silv. n. sp, *Assmuthia Escherichi* Silv. n. sp. und *Crypturella termitaria* Silv. n. g. n. sp.), einem Collembolen (*Cyphoderodes ceylonicus* n. g. n. sp.), zwei Diplopoden (*Termitodesmus ceylonicus* und *Escherichi* Silv. n. g. n. sp.) und einem (ob wirklich termitophilen?) Regenwurm (*Notoscolax termiticola* Michaels.).

Zum Vergleich mit dieser Ausbeute Escherich's bei *Termes Redemanni* und *obscuriceps* Wasm. gebe ich hier eine provisorische Liste der Gäste von *Termes obesus* Ramb. (und dessen subsp. *wallonensis* Wasm. und *Assmuthi* Wasm.) aus Vorderindien. Das Material ist von meinen Kollegen P. Assmuth und Heim (1898—1903) gesammelt und zum großen Teil noch unbearbeitet:

Coleoptera.

Cicindelidae:

Larven einer *Cicindela* aus verschiedenen Kolonien.

Carabidae:

Orthogonius, 2 wahrscheinlich neue Arten, mit Larven und Puppen. Ferner 2 kleinere, mit *Orthogonius* nahe verwandte Gattungen (mit ihren Larven), deren Imagines eine ähnliche Physogastrie wie *Orthogonius* zeigen.

Staphylinidae:

Termitodiscus Heimi Wasm. (sehr zahlreich); *Discoxenus lepisma* Wasm.; *Discoxenus Assmuthi* Wasm.; *Doryloxenus transfuga* Wasm.; *Doryloxenus termitophilus* Wasm. Ein neues Aleocharinengenus (nahe *Dorylophila* Wasm.) in einer Art. *Myrmedonia tridens* Wasm.; *M. Heimi* Wasm.; *M. sculpticollis* Wasm.; *Myrmedonia* 3 n. sp.; *Philonthus* n. sp.? — Außerdem vereinzelte Exemplare aus anderen Gattungen, die wahrscheinlich nur zufällig bei Termiten lebten.

Histeridae:

Termitocis n. g. n. sp.; ferner 2 andere Gattungen und Arten von Histeriden.

Scarabaeidae:

Aphodiini: *Corythoderus gibbiger* Wasm.; *Chaetopisthes sulciger* Wasm.; *Chaetopisthes Heimi* Wasm.; *Chaetopisthes Assmuthi* n. sp.[8]).

Trogini: *Termitotrox permirus* n. g. n. sp.

Cremastochilini: *Coenochilus* n. sp. (prope *Campbelli* Saund.).

Valgini: *Valgus* n. sp.?

Melolonthini: *Apogonia* sp.

Ferner Larven und Puppen verschiedener Lamellicornier, darunter einer großen *Cetonia*-ähnlichen Form.

Tenebrionidae:

Alphitobius riator Muls.[9]) (in größerer Anzahl) und einige andere noch unbestimmte Arten, die vielleicht nur zufällige Termitengäste sind.

Diptera:

Termitoxeniidae: *Termitoxenia Heimi* Wasm.; *T. Assmuthi* Wasm. (sehr zahlreich).

Phoridae: *Termitophora velocipes* n. g. n. sp.

Heteroptera:

Mehrere noch unbestimmte Gattungen und Arten. Ferner eine von Breddin als Larve einer Harpactorine bestimmte, termitoide, physogastre Art, die wahrscheinlich termitophag ist.

Ferner eine Anzahl Insektenlarven aus verschiedenen Ordnungen, darunter eine parasitäre Hymenopterenlarve.

Thysanura:

Lepismatidae: *Assmuthia inermis* Esch.; *Assm. spinosissima* Esch.; *Platystylea barbifer* Esch.; *Ctenolepisma* sp.; *Lepisma saccharina* L.? (nach Escherich's Bestimmung).

Collembola.

Cyphoderodes dubius Börner n. sp. (Heim und Assmuth!); *Cyphoderella Wasmanni* Börner n. g. n. sp. (Assmuth! 1902).

Araneina: Verschiedene Gattungen und Arten, noch unbestimmt.

Acarina: Verschiedene Gattungen und Arten, noch unbestimmt.

Myriapoda: Mehrere noch unbestimmte Gattungen und Arten.

Die Larven von *Orthogonius* (*acutangulus* Chaud.) traf Escherich häufig und zahlreich in den Hügelbauten an, sowohl bei *obscuriceps* als bei *Redemanni*. Über ihre Lebensweise berichtet er

8) Von *Heimi* unterschieden durch etwas geringere Größe, heller rotgelbe Färbung und geringeren Glanz, namentlich aber durch die viel schmäleren Vorderschienen und die längeren Basalzähne der Vorderschenkel. — Auf diese Art, die ich früher mit *Heimi* verwechselte, beziehen sich sämtliche anatomisch-histologische Angaben über *Ch.* „*Heimi*" in meiner Arbeit: „Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses" (Biol. Centralbl. 1903), S. 261—270.

9) Diese Art wurde auch im ägyptischen Sudan von Trägårdh bei *Termes natalensis* Hav. gefunden. Wahrscheinlich lebt sie von den Abfällen der Pilzgärten.

einige interessante Einzelheiten (S. 63ff.). Er fand die älteren physogastren Stadien der Larve (sowie die Puppen und Imagines) in besonderen kleinen Höhlen, die zerstreut in der Mantelregion und in den Zwischenwänden der Wohnregion lagen und in die Kammern des Termitenbaues durch eine kleine Öffnung mündeten, welche gerade groß genug war, dass die Käferlarve ihren Kopf hervorstrecken konnte. (Ganz Ähnliches berichtet auch P. Assmuth in seinen brieflichen Notizen 1902 über die *Orthogonius*-Larven bei *Termes obesus*.) Dass die Larven von *Orthogonius* (*Horni* Wasm.) auf Ceylon von lebenden Termiten sich nähren, hatte ich schon 1903 aus den Schnittserien dieser Larven nachgewiesen, aber ich glaubte, dass sie außerdem — ebenfalls nach ihrem Mageninhalte zu urteilen und nach ihrer Physogastrie — auch von den Termiten gefüttert würden. Escherich hat nun durch seine Beobachtungen und Versuche wahrscheinlich gemacht, dass nur die erstere Annahme richtig ist, nämlich dass diese Larven Termitenfresser sind, aber nicht in einem echten Gastverhältnisse zu ihren Wirten stehen. Unerklärt bleibt hierbei die starke Entwickelung des termitophilen Exsudatgewebes (des Blutgewebes und Fettgewebes) dieser Larven, die ich auf den Schnittserien (bei *Orthogonius Horni* und *Schaumi*) gefunden hatte. Über die Lebensweise der jungen, noch stenogastren Larven weiß Escherich nichts Näheres zu berichten, hält es aber nicht für unmöglich, dass dieselbe von jener der physogastren Larven abweicht. Rätselhaft ist es ferner noch, wie die Larven ihre Höhlen in der harten Mantelregion der Bauten selber zu graben vermögen. Auch ist es noch fraglich, ob die Ergebnisse an *Orthogonius* auf die Larven von *Rhopalomelus* sich ausdehnen lassen, die von G. D. Haviland in Natal in Kammern gefunden wurden, welche die Königszelle zu vertreten schienen.

Über den kleinen scheibenförmigen Staphyliniden *Termitodiscus Escherichi* Wasm. beobachtete Escherich, dass er vom Material des Pilzgartens sich nährt. Sowohl Termitenarbeiter wie Soldaten verhielten sich gegen diesen Gast indifferent. (Ebenso verhält sich *Termes obesus* gegen *Termitodiscus Heimi* nach Heim's und Assmuth's Beobachtungen 1902.)

Die Hügelgenese und Baumethode der Termitennester behandelt Escherich (S. 69ff.) nach den Bewohnern der Hügelnester; dieser Abschnitt hätte sich wohl naturgemäßer an die Beschreibung der Termitenhügel angeschlossen (vor dem Kapitel über die Hügelbewohner). Der Verf. schildert zuerst die Entstehung der Hügel, welche mit einigen über den Boden sich erhebenden isolierten Spitzhüten und Schornsteinen beginnt, deren Zwischenräume später ausgebaut werden. Das Wachstum der Hügel erfolgt ruckweise, d. h. es ist von längeren Ruhepausen unterbrochen. Bezüglich des Alters der Hügel glaubt Escherich, die größten müssten min-

destens 10 Jahre alt sein; für einen derselben machte ihm ein Singalese die Angabe, dass sein oberirdischer Bau vor 13 Jahren begonnen habe.

Wie für unsere, Erdbauten errichtenden Ameisen, so ist, und zwar in noch höherem Grade, auch für die Termitenbauten der Regen von größter Bedeutung. Die Hauptwachstumsperiode der Hügel fällt mit der Regenzeit zusammen. Das Bauen der Arbeiter geschieht sowohl bei *Termes Redemanni* wie bei *obscuriceps* mittelst feuchter Erdklümpchen, die mit stomodäalen Sekreten (einer erbrochenen, bräunlichen Flüssigkeit) als Mörtel zusammengefügt werden; Exkremente spielen dabei keine Rolle. Auf diesen stomodäalen Kitt ist die Festigkeit der Hügelbauten hauptsächlich zurückzuführen.

Die Rolle der Soldaten bei den Bauarbeiten behandelt Escherich für die hügelbauenden *Termes* S. 80f., 83, 87, 138; für die kartonnestbauenden *Eutermes* dagegen S. 100, 102, 120, 124ff. und 134. Wir wollen diese Stellen hier im Zusammenhange behandeln.

Wird in ein Hügelnest eine Bresche gebrochen, so erscheinen zuerst die Soldaten, „sich über die Form und Größe der Öffnung orientierend. Bald sind sie darüber im klaren (!) und nehmen nun eine bestimmte Position ein: in größeren oder kleineren Zwischenräumen stellen sie sich, einer neben dem anderen, im ganzen Umkreis der Öffnung auf, die Köpfe mit den großen Mandibeln und die Fühler nach außen gerichtet, letztere fortwährend langsam bewegend“ (S. 80–81). Zwischen den Soldaten dieser Postenkette erscheinen dann die Arbeiter und schließen mit ihren Erdklümpchen allmählich die Bresche. So ist der Vorgang bei Reparaturarbeiten, wenn ein Nest gewaltsam geöffnet worden ist. Dagegen berichtet Escherich (S. 83), dass bei einem Nestbau von *T. Redemanni*, wo es um einen spontanen — d. h. nicht durch äußere feindliche Eingriffe veranlassten — Erweiterungsbau eines vor kurzem begonnenen Nesthügels sich handelte, „nur wenig Soldaten zu sehen waren; am obersten Rand, wo am fleißigsten gebaut wurde, überhaupt keine, und weiter unten nur vereinzelte da und dort“. Hieraus folgt meines Erachtens, dass die Soldaten für die Arbeit als solche überhaupt gar nichts zu tun haben, sondern bei Beschädigung eines Nestes nur zur Verteidigung hervorkommen und durch ihre „Postenkette“ die bauenden Arbeiter schützen. Escherich erwähnt zwar (S. 124) eine Äußerung Beaumont's, welcher vermutet, dass (bei *Eutermes*) durch die Postenkette der Soldaten den Arbeitern „zugleich auch die Richtung und Form des Neubaues angegeben wird, dass also die Soldaten gewissermaßen die Absteckung vornehmen und dabei selbst als Pfähle dienen. Nach dem, was wir oben bei der Schilderung der Baumethode von *T. Redemanni* über das Verhalten der Soldaten gehört

haben, scheint mir diese Auffassung Beaumont's durchaus nicht unberechtigt".

Diese Deutung dürfte trotzdem etwas zu anthropomorphistisch sein; denn, wenn die „Absteckung" des zu errichtenden Baues durch die Soldaten vorgenommen würde, so müsste dies bei den spontanen Bauten, die nicht auf einen gewaltsamen Eingriff hin erfolgen, ebenfalls geschehen, was nach Escherich's eigenen Beobachtungen (S. 83) nicht der Fall ist. Bei *Eutermes rubidus* (S. 133) beobachtete Escherich, dass bei den Reparaturarbeiten einer Bresche fast nur die kleinen Soldaten, nicht aber die großen als Postenkette sich beteiligten. Er hält es für wahrscheinlich, dass hier eine Arbeitsteilung zwischen den beiden Soldatenkasten vorliege, ähnlich jener, die er in Eritrea bei *Termes bellicosus* fesgestellt zu haben glaubte (S. 138), wo die kleinen Soldaten „das Arbeitervolk zu beaufsichtigen haben und die großen lediglich Posten- resp. Verteidigungsfunktion besitzen, während bei den ceylonesischen *Termes* diese Arbeitsteilung nicht existiert, und der gleiche Soldat einmal Aufseherdienste verrichten und dann wieder die Verteidigung übernehmen muss". Immerhin glaubt er auch in Ceylon einige Fälle beobachtet zu haben, die an jenes Bild von *bellicosus* erinnern. Um eine *obscuriceps*-Königin standen die Soldaten „schön geordnet herum, die Köpfe peripherwärts gerichtet, wobei der Abstand voneinander nur so groß war, dass die Nachbarn sich gerade mit ihren Fühlerspitzen gegenseitig berühren konnten". Mit der angeblichen Arbeitsteilung bei den Soldaten von *bellicosus* hat dieses Beispiel offenbar nichts zu tun. Überhaupt scheinen mir die sogen. „Aufseherdienste" der Soldaten sowohl bei den ceylonesischen wie bei den afrikanischen *Termes* der tatsächlichen Grundlage zu entbehren, wenn man darunter nicht bloß eine instinktive Anregung der Arbeiter durch die gelegentlichen Fühlerschläge der Soldaten versteht. Weiter zu gehen in der psychologischen Deutung dieser Erscheinungen wäre ein unberechtigter Anthropomorphismus.

Bei den schwarzen Wandertermiten *Eutermes monoceros* bilden die Soldaten auch in den Zügen der Arbeiter eine Postenkette (S. 100ff.): „Der Zug der hin und her eilenden Arbeiter ist meistens beiderseits flankiert von Soldaten, die nicht wie bei den Wanderameisen mitmarschieren, sondern ruhig auf ihrem Posten stehen bleiben, vielfach den Kopf mit der langen Nase nach außen gewandt, die Fühler ständig in pendelnder Bewegung." Zu dieser Parallele sei bemerkt, dass nach den Beobachtungen von J. Vosseler („Der Pflanzer" 1905) bei den Wanderungen der „Siafu" (*Anomma molesta* Gerst.) in Deutsch-Ostafrika die großen Arbeiter, welche die Soldaten vertreten, ebenfalls als Schildwachen an den Seiten der in raschem Flusse begriffenen Arbeiterzüge stehen: „dicht gedrängt stehen sie Schulter an Schulter senkrecht zur Wegrichtung

in beständig suchender Fühlerbewegung." Ferner bilden die riesigen Arbeiter von *Anomma Wilverthi* Em. am oberen Kongo oft förmliche lebende Arkaden, indem die kleinen Arbeiter unter den Beinen derselben, wie in einem Tunnel, ihres Weges ziehen. Die Analogie im Verhalten der Soldaten der Wanderameisen und Wandertermiten ist also eine viel größere als Escherich annahm.

Dass die Soldaten als Wachtposten den Arbeitern tatsächlich zum Schutze gereichen, namentlich gegen die Hauptfeinde der Termiten, die Ameisen, konnte Escherich oftmals wahrnehmen. Sobald eine heranlaufende Ameise mit der Nase eines *Eutermes*-Soldaten, die durch ihr klebriges Drüsensekret als Verteidigungswaffe dient[10]), wich sie sofort erschreckt zurück. Der *monoceros*-Soldat hat (S. 102) auch die Funktion des „Pfadsuchers" und „Führers", indem z. B. eine Anzahl Soldaten von dem Zuge sich abwendet und in einer neuen Richtung vorsichtig weitergeht. Auch wenn Escherich mit dem Finger einen Strich über den Weg des *Eutermes*-Zuges machte, konnte er die Führerrolle der Soldaten beobachten, indem dieselben besonders aufgeregt hin- und hereilten, mit ihren Fühlern umhertastend und den Pfad wieder suchend. Übrigens scheint der Vorgang, den Escherich hier schildert, sehr ähnlich demjenigen bei *Lasius fuliginosus* und *niger* zu sein, welche ebenfalls Geruchstiere sind und bei Unterbrechung ihrer Fährte durch einen Fingerstrich sich ganz analog benehmen. Beim Orientierungsvermögen der Termiten werden wir hierauf noch zurückkommen. Jetzt wenden wir uns wieder zur Baumethode der Termiten.

Escherich (S. 86 ff.) stellt die Baumethode der Termiten hoch über diejenige der Ameisen und anderer geselliger Hymenopteren. Er schließt nämlich aus seinen Beobachtungen über die Bauarbeit von *Termes Redemanni*, „dass die Termiten nach einem ganz bestimmten Plane arbeiten, wobei deutlich drei Phasen zu unterscheiden sind: 1. Zuerst wird ein ‚Gerüstwerk' errichtet, und zwar vom gesamten Umfang des ‚geplanten' Gebäudes. 2. Sodann wird dieses ‚Gerüst' durch Ausfüllung der Zwischenräume in einen Massivbau übergeführt. 3. Endlich wird der so entstandene Rohbau geglättet."

Der erste dieser drei Sätze ist etwas zu optimistisch gehalten. In Wirklichkeit wird nämlich das Gerüstwerk nur so weit angelegt, als die augenblickliche Bauphase es mit sich bringt, d. h. nur für den gegenwärtig im Bau begriffenen Nestabschnitt. Nach Escherich's Ausdrucksweise könnte jemand irrtümlicherweise vermuten, dass die kleinen Spitzhüte und Kamine, die beim Beginn des Baues eines Nesthügels sich über die Erde erheben, bereits

10) Über die Anatomie der Nase der Soldaten von *Eutermes monoceros* siehe E. Bugnion, Le termite noir de Ceylan (Ann. Soc. Ent. France 1909, p. 271—280), p. 277 u. Pl. X.

dem gesamten Umfang des späteren, definitiven Hügels entsprächen, während sie doch tatsächlich nur den Umfang des jungen Anfangshügels angeben. Der zweite Satz ist seinem Inhalte nach identisch mit dem, was Escherich weiterhin als Bauen „per confluentiam durch Interposition" bezeichnet. Wir werden gleich noch zu prüfen haben, ob dieses zweite Moment wirklich den Termiten ausschließlich eigen ist. Das erste Moment, die Errichtung eines „Gerüstwerkes", das dem Umfang des zu bauenden Erdhügels entspricht, kommt jedenfalls auch bei Ameisen, z. B. bei *Lasius niger* vor (siehe unten). Das dritte Moment, die Glättung des Rohbaues, könnte man eher als eine Eigentümlichkeit der Termitenbauten bezeichnen. Aber es trifft nur für die Hügelbauten zu, die aus später erhärtendem Material bestehen und ist bedingt durch eben dieses Material, nämlich durch die mit stomodäalem Zement aneinandergeklebten Erdklümpchen. Der Bau muss hier vor dem definitiven Erhärten der Bausteine von den störenden Unebenheiten an den Wänden der Kammern und Gänge gesäubert werden, während dies bei den reinen Erdbauten von Ameisen nicht nötig ist.

Escherich vergleicht sodann die drei ebenerwähnten Phasen der Entstehung eines jungen Termitenhügels mit der Tätigkeit eines menschlichen Baumeisters und glaubt, dass dieses Verfahren der Termiten von demjenigen aller übrigen Insekten sich unterscheide und die Baumethode der letzteren weit überrage. Dass dies nicht zutrifft, wenn man die Ameisenbauten mit den Termitenbauten sorgfältiger vergleicht, wurde eben bereits gezeigt. Aber Escherich meint sogar, zu jenen drei Punkten komme „noch ein weiteres Moment hinzu", das die Termiten „zweifellos in die oberste Reihe tierischer Baukünstler erhebt". Seine Beweisführung dafür lautet (S. 86—87):

„Während nämlich die Ameisen, Bienen und Wespen ihre Bauten einheitlich beginnen und einfach durch kontinuierliches Hinzufügen von neuem Material erweitern, sind die Termiten imstande, gleichzeitig an verschiedenen isolierten Punkten mit ihrer Bautätigkeit einzusetzen, indem sie zuerst Pfeiler u. s. w. errichten und dann erst durch Verbreiterung derselben und Ausfüllung der Zwischenräume zu einem einheitlichen Bau gelangen. Im ersten Fall entsteht der Bau per continuitatem durch Apposition, im zweiten per confluentiam durch Interposition. Letzterer Modus ermöglicht naturgemäß ein viel rascheres Arbeiten, eine viel raschere Vollendung des Baues als ersterer, worauf ich oben schon hingewiesen habe."

Also in dem Bauen durch Interposition soll der wesentliche Vorzug der Baumethode der Termiten gegenüber derjenigen der Ameisen u. s. w. bestehen? — Erstens ist daran zu erinnern, dass dieses Bauen durch Interposition sachlich zusammenfällt mit der

zweiten der obenerwähnten drei Phasen der Entstehung des Termitenbaues, nämlich mit der Ausfüllung der Zwischenräume des Gerüstwerks. Es ist also im Vergleich zu dieser gar kein neues Moment. Zweitens ist aber dieses Moment gar nicht den Termiten allein eigentümlich, sondern kommt auch vielen Ameisen zu. Wer die klassischen Schilderungen Peter Huber's aus dem Beginn des vorigen Jahrhunderts[11]), namentlich seine Beschreibung der „Architecture des fourmis maçonnes", z. B. der „fourmi brune" (*Lasius niger*) kennt, und wer selber einmal während oder nach einem warmen Frühlingsregen beobachtet hat, wie in kürzester Zeit ein Erdbau von *Lasius niger*, *Lasius flavus*, *Formica fusca* oder *F. rufibarbis* sich erhebt, der wird sich darüber wundern, wie Escherich die Nestbaukunst der Ameisen so niedrig einschätzen konnte. Auch bei diesen Ameisen kann man sehen, wie an verschiedenen isolierten Punkten auf einer und derselben Grundfläche gleichzeitig durch verschiedene Gruppen von Arbeiterinnen mit dem Baue begonnen wird, wie hier Wälle und dort Säulen aus Erde entstehen und wie dieselben nach und nach „per confluentiam durch Interposition", d. h. durch Ausfüllung der Zwischenräume des anfänglichen „Gerüstes" zu einem Gesamtbau sich verbinden.

In diesem Punkte besteht also in Wirklichkeit gar kein prinzipieller Unterschied zwischen der Baumethode der Erdhügelnester der Termiten und der Ameisen. Nur in dem „Glätten des Rohbaues" findet sich zwischen beiden insofern eine Verschiedenheit, als dasselbe bei den Hügeltermiten eine eigene Phase bildet, die sofort nach Vollendung des Massivbaues eintritt, während es bei den Erdhügelnestern der Ameisen ganz allmählich erfolgt, indem die Gänge und Kammern nach Bedürfnis erweitert werden. Dieser Unterschied beruht aber bloß auf der Verschiedenheit des Baumaterials beider, indem der stomodäale Zement des Termitennestes rasch erhärtet und deshalb eine sofortige Säuberung der Gänge und Kammern erfordert. Genanntes Moment ist offenbar durch die morphologisch-anatomische Differenzierung der Arbeiterkaste bei den Termiten bedingt, welche ihr jenes vortreffliche Kittmaterial verschafft. Mit einer höheren psychischen Betätigung des Bauinstinktes hat es aber gar nichts zu tun.

Da wir einmal bei dem Vergleiche der Nestbaukunst der Ameisen und Termiten sind, müssen wir darauf hinweisen, dass auch bei vielen Ameisen, namentlich bei allen Kartonnestbauern, als Kitt dienende Sekrete der Oberkieferdrüsen zur Verwendung kommen,

11) Recherches sur les moeurs des fourmis indigènes, Genève 1810, Nouv. édit. 1861.

um die zerkleinerten Pflanzenfasern u. s. w. zu einem kartonähnlichen Stoffe (ähnlich wie bei den Nestern der geselligen Wespen) zu verbinden. Das ist aus Forel's „Nester der Ameisen" (1892) bereits hinlänglich bekannt. Wir müssen ferner auf die Nestbaukunst der Weberameisen (*Oecophylla*, *Polyrhachis* etc.) aufmerksam machen, die sich des Spinnvermögens der eigenen Larven zum Spinnen ihrer Nester bedienen, eine Industrie, deren frappante „Menschenähnlichkeit" bei den Termiten ihresgleichen nicht hat. Instinktiv ist sie allerdings nicht minder als die Baukunst der übrigen Ameisen und der Termiten. Wenn man aber die Analogie mit der menschlichen Tätigkeit heranzieht, so muss doch hervorgehoben werden, dass ein Gebrauch von Werkzeugen, die vom eigenen Körper des Arbeiters verschieden sind, nur bei der Industrie der Weberameisen, nicht aber bei jener der Termiten, bisher nachgewiesen ist.

Die psychologischen Schlussfolgerungen, welche Escherich (S. 88—89) der Bautätigkeit der Termiten widmet, müssen hier noch kurz geprüft werden. Die einzelnen Gruppen der Arbeiter — so bemerkt er — bauen offenbar unabhängig voneinander, und doch muss ein psychischer Zusammenhang zwischen ihnen vorhanden sein, weil sonst kein einheitliches Werk zustande käme. Das ist ganz richtig. Aber dieser Zusammenhang wird doch schwerlich dadurch erklärt, dass man mit Escherich den Vorgang „ins Menschliche übersetzt" und sagt: „Der Bau ist nach einem vorher berechneten Plane mit einer gut organisierten Beamten- und Arbeiterschaft ausgeführt. Dabei steht ein Kopf an der Spitze, von dem alle Direktiven ausgehen an die Beamten und von da weiter an die Arbeiter. Diesem einen Kopf entspricht der einheitliche Bau. — Wie ist's aber bei den Termiten? Ganz gewiss wird niemand glauben wollen, dass eine besonders talentierte Termite Berechnungen ausgeführt und den Plan entworfen hat? Natürlich alles nur Instinkt, wird man antworten!"

Er schildert dann, welch „hochkomplizierter Instinktmechanismus" zu jenem Zusammenwirken von Tausenden von Arbeitern gehöre und meint, so schwer es auch falle, Instinkten solche Leistungen zuzuschreiben, so bleibe doch kein anderer Ausweg, weil wir sonst in den Termiten „richtige Miniaturmenschen sehen müssten, die mit den Gesetzen der Mathematik und Mechanik vertraut wären, ein Standpunkt, der glücklicherweise völlig überwunden ist".

Ganz richtig. Aber erklärt ist damit nichts, und Escherich betont selber, er sei sich „wohl bewusst, damit nichts erklärt zu haben". Aber die psychologischen Ausführungen dürften doch etwas tiefer der Sache auf den Grund gehen. Hätte Escherich nicht irrtümlicherweise das „Bauen per confluentiam" als eine einzig dastehende Spezialität der Termiten aufgefasst, so würde er vielleicht

durch den Vergleich mit den Ameisen zu einer brauchbareren psychologischen Erklärung gekommen sein. Denn auch bei der ähnlichen Bauweise der Ameisen entsteht ein einheitliches Endprodukt aus dem Zusammenwirken von zahlreichen, scheinbar unabhängig voneinander arbeitenden Individuengruppen und Einzelindividuen. Das psychische Element, das hier die Einheit des Zusammenwirkens bedingt, ist hauptsächlich der Nachahmungstrieb, indem die am eifrigsten arbeitende Ameise auch die meisten Nachfolgerinnen bei ihrer Arbeit hat. „Einen Kopf", der an der Spitze des ganzen „Bauplanes" steht, brauchen wir weder bei den Ameisen noch bei den Termiten, sondern nur viele, gleichgesinnte und gleichgestimmte Köpfe! Und diese gleiche Sinnesrichtung und gleiche Triebstimmung wird eben dadurch bewirkt, dass die einzelnen Individuen ähnlich veranlagt sind und deshalb auf dieselben äußeren Einflüsse (z. B. auf den warmen Feuchtigkeitsgeruch der Erde nach dem Regen) in ähnlicher Weise reagieren und endlich auch durch ihr Mitteilungsvermögen (Fühlerschläge) ihre Stimmungen gegenseitig aufeinander übertragen und dadurch den Nachahmungstrieb zu „gemeinsamem Handeln" anregen können.

Wir haben also hier dieselben psychischen Elemente bei den Termiten wie bei den Ameisen anzunehmen, wenn wir eine befriedigende psychologische Erklärung jener scheinbar so wunderbaren Vorgänge finden wollen. Von einer psychischen Superiorität der Termiten gegenüber den Ameisen kann dabei allerdings keine Rede sein; denn die großartigeren Bauleistungen der hügelbauenden Termiten lassen sich auf drei nicht-psychische Elemente zurückführen: erstens auf den meist größeren Volksreichtum der Kolonien, zweitens auf die höhere morphologische Spezialisierung der Arbeiterkaste und drittens auf den speziellen Besitz stomodäaler, als Mörtel dienender Produkte des Verdauungskanals.

Bei der Architektur der Hügeltermiten behandelt Escherich (S. 89 ff.) auch die Bedeutung der Kamine, die als ein Kanalsystem den Hügel durchziehen und mittelst großer Öffnungen auf der Hügeloberfläche ausmünden oder — bei noch wachsenden Hügeln — schornsteinartig über dieselbe vorragen. Smeathman und Doflein sahen in diesen Bildungen Ventilationseinrichtungen, Petch dagegen nur Konstruktionsmittel (Gerüste) für den weiteren Aufbau des Hügels. Escherich sucht beide Anschauungen miteinander zu vereinigen. Übrigens haben die Kamine nach Escherich auch ihre Nachteile, namentlich als Schlupfwinkel vieler unangenehmer Einmieter, z. B. räuberischer Ameisenkolonien. Die oberirdischen Galerien, mit einer Erdkruste bedeckte Gänge, welche von den Nestern der Termiten ausgehend an Bäumen u. s. w. sich hinaufziehen, haben nach Escherich's Ansicht hauptsächlich

den Zweck, die Arbeiter vor der austrocknenden Luft zu bewahren. Außerdem dienen sie zum Schutze gegen ihre Feinde, besonders gegen Ameisen.

II. Die Kartonfabrikanten.

In diesem Kapitel behandelt Escherich (S. 98—134) die von ihm beobachteten *Eutermes*-Arten Ceylons. Wir können uns hier wesentlich kürzer fassen, zumal manche Fragen von allgemeinerer Bedeutung, wie die „Lichtscheuheit" der Termiten, die Rolle der Soldaten, die „Baukunst" der Arbeiter u. s. w. schon im ersten Abschnitte zusammenfassend erörtert wurden.

Die „schwarze" oder „Kottermite", *Eutermes monoceros* König, hat nicht nur in ihrer Färbung, sondern auch in ihrer Lebensweise und selbst in ihrem eigenartigen Geruche große Ähnlichkeit mit unserer glänzend schwarzen Holzameise, *Lasius fuliginosus*, was Escherich besonders hervorhebt. Sie ist eine Wandertermite[12]), deren Expeditionen gewöhnlich gegen Abend beginnen und am nächsten Vormittag enden, so dass sie also hauptsächlich in der Nacht erfolgen; aber manchmal sind sie auch um die Mittagszeit anzutreffen. Die Rolle der Soldaten als Schutzwachen, Führer und Pfadsucher auf diesen Expeditionen wurde bereits oben behandelt. Die Individuenzahl eines solchen Zuges schätzt Escherich auf ca. 20000. Schon Nietner und E. Bugnion hatten die Umwege erwähnt, welche diese Termite auf ihren Zügen häufig ohne jeden ersichtlichen Grund macht. Meines Erachtens erklärt sich diese Erscheinung daraus, dass *Eutermes monoceros* ein einseitiges Geruchstier ist und keine anderen Mittel zur Orientierung besitzt als eine Geruchsfährte. Wir wollen deshalb hier gleich die von Escherich weiterhin (S. 114ff.) erörterte Frage besprechen: wie finden diese Termiten ihren Weg?

Wie schon Bugnion's Versuche gezeigt haben, besitzt die schwarze Termite einen sehr guten Geruchsinn. Der Geruchstoff, welcher ihren Pfaden anhaftet, färbt diese Fährten schwarz. Die schwarzen Flecken, aus denen sich der Wegstrich zusammensetzt, sind nach Escherich proktodäalen Ursprungs und entstammen höchstwahrscheinlich der Enddrüse des Proktodäums. Die in dem Zuge marschierenden Arbeiter lassen nämlich von Zeit zu Zeit ein schwarzes Tröpfchen aus ihrer Hinterleibsspitze treten und „markieren" so ihren Weg. Diese Geruchsfährten sind nicht bloß intensiver als jene der Ameisen, sondern auch beständiger. Nach Escherich erklärt sich dies daraus, dass für „die blinden, trägeren Termiten" das Finden neuer Wege viel schwieriger sich gestaltet

12) Schon in meinem Referate „Escherich's neue Termitenstudie", Biolog. Centralbl. 1909, S 221, hatte ich wegen ihrer Färbung dies vermutet.

als für „die sehenden und lebhaften Ameisen", deshalb müssten erstere dauerhaftere Fährten hinterlassen, um sich auf ihren Zügen orientieren zu können. (Hier scheint also doch die psychische Superiorität eher auf Seite der Ameisen zu sein!) Escherich stellt ferner die Hypothese auf, dass die Markierung der *monoceros*-Straße durch proktodäale Produkte ein Rudiment des bei den Verwandten dieser Termite bestehenden „Tunnelbauinstinktes" darstelle, indem bei den *Eutermes* die proktodäalen Flüssigkeiten eine große Rolle für ihre Bauten spielen. (Schluss folgt.)

Die Pigmentzellen der Fischhaut.

Autoreferat von K. v. Frisch.

K. v. Frisch, Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 138, S. 319—387, 1911. — Vgl. auch K. v. Frisch, Über den Einfluss der Temperatur auf die schwarzen Pigmentzellen in der Fischhaut. Biolog. Centralbl. Bd. XXXI, S. 236, 1911.

Frühere Untersuchungen haben unzweideutig gelehrt, dass die Bewegungserscheinungen der schwarzen Pigmentzellen (Melanophoren) bei den niederen Wirbeltieren unter dem Einfluss des Nervensystems stehen, und zwar in dem Sinne, dass der Kontraktionszustand der Melanophoren ihrem Erregungszustande entspricht. Man wusste auch, dass bei Fischen die pigmentomotorischen Nervenfasern im Sympathicus verlaufen, da dessen Zerstörung im Hämalkanal die unmittelbare Lähmung (Expansion) der Melanophoren kaudal von der Schnittstelle zur Folge hatte. Am Kopfe erhielt man bei Durchtrennung des N. trigeminus Lähmung der Melanophoren in seinem Innervationsgebiet. Ueber den genaueren Verlauf der Fasern und über das Vorhandensein von Zentren im Gehirn oder Rückenmark war nichts bekannt. Es ließ sich nun zeigen (durch elektrische, tetanische Reizung und Durchtrennungen im Gehirn, Rückenmark und Sympathicus), dass bei der Ellritze (*Phoxinus laevis* L.) am Vorderende des verlängerten Marks ein Zentrum für die Kontraktion der Melanophoren besteht, von dem sie in tonischer Kontraktion gehalten werden; die Reizung dieser Stelle hat die Aufhellung des ganzen Fischkörpers, ihre Zerstörung seine maximale Verdunklung zur unmittelbaren Folge. Von hier ziehen die pigmentomotorischen Nervenfasern im Rückenmark kaudalwärts bis in die Gegend des 15. Wirbels (näherungsweise entsprechend der Mitte der Körperlänge); daselbst befindet sich wahrscheinlich ein zweites (dem Hirnzentrum untergeordnetes) Zentrum, ein Rückenmarkszentrum; denn es gehen von dieser Stelle einige Zeit (ca. $^1/_2$ Stunde) nach dem Tode des Fisches, wahrscheinlich infolge des Absterbens des Rückenmarks, Erregungen aus, welche die Melanophoren des ganzen Fischkörpers vorübergehend zu maximaler Kontraktion bringen. In der Gegend des 15. Wirbels verlassen die pigmentomotorischen Fasern das Rückenmark und treten in den

Sympathicus über, um in diesem in kaudaler, resp. (die Fasern für die vordere Körperhälfte) kranialer Richtung zu verlaufen. Durch die Spinalnerven, am Kopfe durch den N. trigeminus, gelangen sie aus dem Sympathicus zu den Pigmentzellen der Haut.

Diese sind aber in ihren Gestaltsänderungen nicht ausschließlich vom Nervensystem abhängig, sondern durch verschiedene Reize auch direkt zu beeinflussen. So bewirkt Sauerstoffreichtum ihre Expansion, Sauerstoffmangel ihre Kontraktion, rein lokal und ohne Vermittlung des zentralen oder peripheren Nervensystems. Wird eine Körperstelle der Ellritze von der Blutzirkulation abgeschnitten, so kontrahieren sich in ihr infolge des eintretenden Sauerstoffmangels die Melanophoren nach einigen Stunden maximal. Die gleiche Pigmentkontraktion stellt sich am ganzen Fischkörper einige Stunden nach dem Tode ein. Aber nicht nur diese „Anämieaufhellung", sondern auch die Tatsache, dass ein auf die Haut des toten Fisches ausgeübter Druck lokal aufhellend wirkt, ist durch die Empfindlichkeit der Melanophoren gegen Sauerstoffmangel zu erklären; der drückende Gegenstand hindert den Sauerstoffzutritt von außen und presst die Sauerstoff enthaltende Lymphe aus dem Gewebsstück.

Es ist angegeben worden, dass mechanische Reize, z. B. Kratzen der Haut mit einer Nadelspitze, die Pigmentzellen zur Expansion bringen; doch handelt es sich bei derartigen Erscheinungen um ein rein mechanisches Auseinanderdrücken des Pigments, nicht um einen Erregungsvorgang. Wenn mechanische Reize die Melanophoren direkt zu erregen vermögen, dann tun sie es im Sinne einer Kontraktion.

Auf Temperaturdifferenzen reagieren die Melanophoren sehr rasch und deutlich, und zwar derart, dass sich bei der lebenden Ellritze eine erwärmte Hautstelle in wenigen Sekunden verdunkelt, eine abgekühlte aufhellt. Die Wirkung ist rein lokal, unabhängig von der Blutzirkulation und vom zerebrospinalen Nervensystem; doch braucht deshalb noch nicht eine direkte Beeinflussung der Melanophoren vorzuliegen, da es sich um einen durch den Sympathicus vermittelten Reflex oder um eine Wirkung auf die peripheren Nerven handeln könnte.

All diese Mittel, durch welche man unter künstlichen Bedingungen die Färbung des Fisches leicht verändern kann, sind unter den natürlichen Verhältnissen ziemlich belanglos. Vielmehr dominiert dann der Einfluss des Zentralnervensystems und dieser wieder richtet sich vor allem nach den Gesichtseindrücken, die der Fisch empfängt, und vermittelt so die Anpassung an den Untergrund. Wenn man einer Forelle die beiden Augen mit einer schwarzen Masse verklebt oder das ganze Tier ins Dunkle bringt, so nimmt sie sogleich eine mittlere, meist ziemlich dunkle Färbung an; noch viel dunkler, tiefschwarz, wird sie aber, wenn man nur die unteren Augenhälften verklebt und die oberen belichtet lässt; dagegen ist es für die Färbung bedeutungslos, wenn man die oberen Augenhälften verklebt; der Fisch bleibt dann dem jeweiligen Untergrunde

angepasst; zum Unterschied von gewissen Crustaceen, bei welchen die Melanophoren sich expandieren, wenn ein bestimmter Bruchteil des Auges — gleichgültig welcher Teil — verklebt wird, ist also hier die Wahrnehmung des dunklen Untergrundes zur Dunkelanpassung erforderlich. Verklebt man die untere Hälfte nur eines Auges oder ein ganzes Auge, so färbt sich die Forelle auf der entgegengesetzten Körperhälfte dunkler. Den gleichen Effekt wie das Verkleben der Augen hat ihre Exstirpation. Beiderseits geblendete Forellen nehmen eine ziemlich dunkle Farbe an, weil die Wahrnehmung des hellen Untergrundes (auch ein relativ dunkler Untergrund reflektiert ja meist noch viel Licht) wegfällt und ihre Färbung bleibt von jetzt ab unabhängig von Licht und Untergrund, um so deutlicher spiegelt sich aber in ihr der psychische Zustand des Fisches, indem er, erregt, sich aufhellt, ruhend oder matt aber die Melanophoren erschlaffen lässt.

Auch Cyprinoiden (Karauschen, Ellritzen) beginnen nach wenigen Minuten sich zu verdunkeln, wenn man ihnen die Augen exstirpiert oder auch nur die Netzhäute zerstört oder die Nervi optici oder das Chiasma opticum in der Schädelhöhle durchschneidet. Doch liegen hier die Verhältnisse insoferne komplizierter, als die Färbung der geblendeten Cyprinoiden zwar von der Helligkeit des Untergrundes unabhängig geworden ist, dagegen eine starke Abhängigkeit von der Lichtintensität, welcher die Fische ausgesetzt sind, erkennen lässt — eine Abhängigkeit, die beim sehenden Fisch verdeckt ist, weil die Gesichtswahrnehmungen die Färbung beherrschen: die blinden Tiere hellen sich nämlich schon nach ca. $^1/_2$ Minute stark auf, wenn man sie ins Dunkle bringt und verdunkeln sich noch rascher, wenn man sie ans Licht versetzt.

Bevor wir auf die Analyse dieser Erscheinung eingehen, sei erwähnt, dass die Verdunklung, die sich als Folge der Augenexstirpation einstellt, keine andauernde ist, sondern nach einigen Wochen zurückzugehen pflegt. Manche Tiere allerdings bleiben dunkel, ja werden in den nächsten Monaten immer dunkler und schließlich tiefschwarz; andere nehmen allmählich eine ziemlich normale, mittlere Färbung an, wieder andere werden abnorm hell. Es mögen zufällige Stimmungen, die nicht mehr durch den regulierenden Einfluss der Augen in Schranken gehalten werden, den Anstoß zu solchen Abweichungen geben; dass diese, wenn sie einmal begonnen haben, allmählich in der gleichen Richtung weiterschreiten, wird verständlich, wenn sich die von Keeble und Gamble ausgesprochene Hypothese bewahrheitet, dass die Pigmentbildung durch einen andauernden Expansionszustand der Pigmentzellen gefördert, durch dauernde Kontraktion gehemmt werde. Um diese Hypothese zu prüfen, wurden junge Forellen einseitig geblendet; sie färben sich dann, wie erwähnt, auf der gekreuzten Seite dunkler und man hat so unter sonst gleichen Bedingungen am gleichen Fisch die Melanophoren beider Körperseiten in verschiedenem Expansionszustand. Die Fischchen wurden mehrere Wochen am Leben gelassen und dann fixiert und die Pigmentzellen in einander entsprechenden

Hautgebieten gezählt. Die Resultate sprechen zugunsten der genannten Hypothese, wenn sie auch nicht beweisend sind. Wenn man die Hypothese annimmt, gewinnt man damit auch für manche andere Erscheinung eine befriedigende Erklärung, so z. B. für die Tatsache, dass bei verschiedenen Fischen auch am vorher unpigmentierten Bauch schwarzes Pigment auftritt, wenn ihre Melanophoren andauernd stark expandiert sind. Auch beim Zustandekommen der dunklen Seitenflecken der Forellen mag dieser Faktor mitspielen; denn es ergab sich, dass diese bei den jungen Tieren zunächst nur durch eine stärkere Expansion der Pigmentzellen, erst später auch durch eine Vermehrung ihrer Zahl verursacht sind.

Es bleibt nun noch die Frage zu erörtern, auf welchem Wege Licht und Dunkelheit die Pigmentzellen der blinden Cyprinoiden beeinflussen. Um eine direkte Wirkung des Lichtes, wie solche von anderen Tieren bekannt ist, handelt es sich nicht; denn die Versuche, an den Fischen durch lokale Belichtung der Haut einen lokalen Effekt zu erreichen, blieben gänzlich erfolglos. Die Reaktion ist vielmehr bei der Ellritze von der Belichtung und Verdunklung des Kopfes abhängig, und zwar nur jener Stelle des Kopfes, wo die Epiphyse ihren Sitz hat, und die bei der Ellritze schon äußerlich durch schwächere Pigmentierung („Scheitelfleck“) auffällt. Die Belichtung dieses Punktes hat die Expansion der Melanophoren des ganzen Fischkörpers, seine Verdunklung ihre Kontraktion zur Folge. Der Annahme, dass wir es bei der Ellritze mit einem funktionierenden Parietalorgan zu tun haben, stünde nichts im Wege, da nicht nur in dem schönen, allgemein bekannten Parietalauge von *Sphenodon* Sinneszellen und Nervenfasern gefunden wurden, welche funktionsfähig zu sein scheinen, sondern auch in dem mehr drüsenartig gebauten, dem Parietalorgan der Saurier nicht homologen, aber nahe verwandten Pinealorgan der Fische Sinneszellen beschrieben wurden, die durch Nervenfasern mit den zentralen Hirnteilen verbunden sind. Doch hatte die Exstirpation des Pinealorgans bei der Ellritze nicht die völlige Vernichtung der Reaktion zur Folge. Doch auch durch die Zerstörung der anderen, tiefer gelegenen Teile des Zwischenhirns („Schaltstück“, Hypophyse), welche eventuell als Vermittler der Reaktion in Betracht kommen könnten, wird dieselbe nicht gehindert; und andererseits kann auch nach der Exstirpation der Epiphyse die Reaktion, soweit sie noch erhalten ist, nur von der Stelle ausgelöst werden, wo das Pinealorgan gesessen hatte; da nun dieses eine Ausstülpung des Zwischenhirns darstellt, deren Hohlraum mit dem Ventrikelhohlraum, deren Wandung mit der Ventrikelwandung in kontinuierlicher Verbindung steht, dürften die lichtperzipierenden Sinneszellen, welche mit den Pigmentzellen der Haut zu dem oben beschriebenen Reflex verbunden sind, zwar im Pinealorgan vielleicht besonders zahlreich, aber auch im Epithel des Zwischenhirnventrikels selbst vorhanden sein.

Alphonse de Candolle. Zur Geschichte der Wissenschaften und der Gelehrten seit zwei Jahrhunderten nebst anderen Studien über wissenschaftliche Gegenstände, insbesondere über Vererbung und Selektion beim Menschen.

Deutsch herausgegeben von Wilhelm Ostwald. Zweiter Band der Bücherreihe: Große Männer, Studien zur Biologie des Genies herausgegeben von Wilhelm Ostwald. 8°, XX + 466 S. und ein Porträt De Candolle's. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft, 1911.

Als ich an dieser Stelle (Bd. XXX, S. 159) die „Große Männer" Ostwald's besprochen habe, erschien es mir erforderlich, an Alphonse de Candolle zu erinnern, der sich auch zu dem Gegenstand hingezogen fühlte und im Jahre 1873 als erster darüber ein Buch, und zwar ein hervorragendes, veröffentlichte; — ohne dass ich vermuten konnte, dass sein Werk so bald in einer teils von Ostwald selbst besorgten, teils überwachten deutschen Übersetzung neu aufgelegt werden sollte. Ich gab damals, die leidenschaftslose Darstellung mittels der Statistik gewonnener Ergebnisse, als Hauptkennzeichen des Buches an, wie es mir auf Grund einer vor etwa 15 Jahren gemachten Bekanntschaft in Erinnerung geblieben war. Die Neulektüre hat dies bestätigt und zugleich gezeigt, dass das Buch zu denen gehört, welche beim nochmaligen Lesen gewinnen. Dieser Umstand und der Umstand, dass das Interesse für die Eugenik im Wachsen begriffen ist, lassen für die — nach der 1885 erschienenen, vermehrten zweiten Auflage hergestellte — deutsche Ausgabe von De Candolle's Buch einen weit größeren Leserkreis erwarten, als es bisher gehabt hat. **Aristides Kanitz.**

Sir William Ramsay. Vergangenes und Künftiges aus der Chemie.

Biographische und chemische Essays. Deutsche, um eine autobiographische Skizze vermehrte Ausgabe, übersetzt und bearbeitet von Wilhelm Ostwald. 8°, VIII + 296 S. und ein Porträt Ramsay's. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft, 1909.

Die bei den Engländern öfter vorkommende Begabung, verwickelte Gegenstände in verblüffend einfacher Weise darzustellen, besitzt der berühmte Verfasser in hohem Maße. Ob wir ihn über Berthelot oder Lord Kelvin, Graham oder Joseph Black, Davy oder Cavendish erzählen hören, immer werden uns nützliche chemische Kenntnisse vermittelt, und noch mehr gilt dies von den Aufsätzen, in denen er uns mit Themen der allerjüngsten Zeit, mit den Edelgasen, der Transmutation der Elemente, der korpuskularen Natur der Elektrizität vertraut macht. Die kunstvolle Übersetzung macht es vergessen, dass all dies zum erstenmal in einer anderen Sprache gedacht worden ist. **Aristides Kanitz.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. 15. Juli 1911. № 14.

Inhalt: **Giglio-Tos**, Les dernières expériences du Prof. de Vries et l'éclatante confirmation de mes lois rationelles de l'hybridisme. — **Wasmann**, K. Escherich, Termitenleben auf Ceylon (Schluss). — **Franz**, Über das Kleinhirn in der vergleichenden Anatomie. — **Liesegang**, Die Stützen der Bütschli'schen Gel-Theorie.

Les dernières expériences du Prof. de Vries et l'éclatante confirmation de mes lois rationnelles de l'hybridisme

par le Dr. Prof. Ermanno Giglio-Tos

Directeur de l'Institut du Zoologie, Anatomie et Physiologie des Vertébrés a Florence.

On juge évidemment de la bonté d'une théorie par le nombre des faits qu'elle explique. Mais si la théorie, outre qu'expliquer les faits déjà connus, nous permet aussi d'arriver à en prévoir et en prédire des nouveaux, nul doute qu'elle peut, à juste tître, être considérée comme l'interprétation exacte et vraie de la réalité des phénomènes. On peut dire alors qu'elle a sû saisir le mécanisme exact par lequel s'accomplissent les phénomènes intimes qui aboutissent aux manifestations constituant les faits que nous connaissons, sans quoi on ne saurait expliquer la prévision des faits nouveaux, d'autant plus lorsque celle-ci est exposée d'une manière précise et rigoureuse.

On comprend donc avec quelle grande satisfaction je viens de constater dans une note du celèbre Biologiste, le Prof. de Vries de l'Université d'Amsterdam[1]) que les résultats de ses dernières expériences sur l'hybridisme coïncident exactement avec mes lois rationelles de l'hybridisme.

1) Vries (de), H. — Über doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis* L. und *O. muricata* L. — Biol. Centralbl. Bd. XXXI, nº 4, 1911, pp. 97—104.

Il y a déjà trois années, j'avais énoncées ces lois dans une petite note[2]) et puis je les avais répétées dans la IVe Partie de mon travail sur les Problèmes de la Vie[3]), lois que j'ai voulu, et pour cause, appeller rationnelles à fin de faire bien remarquer qu'elles ne sont pas de lois empiriques, qui au fond ne nous réprésentent que les résumés des faits connus, mais bien des lois indépendantes de toute expérience et qui découlent tout naturellement des prémises qui font la base de mon interprétation des phénomènes de la maturation des cellules sexuelles et de la formation des gamètes. Il est évident que, par ce fait même, les lois rationnelle acquièrent une importance toute spéciale en nous permettant de prévoir des faits, dont la vérification en nature mettent vraiement mon interprétation à l'épreuve de feu.

Je ne répéterai pas ici les principes de mon interprétation sur la formation des gamètes, bien différente dans ses résultats de celle qui est généralement acceptée par tous les Biologistes actuels. Le lecteur trouvera ces principes longuement expliqués dans ma note citée et surtout dans la IVe Partie de mes „Problèmes de la Vie". Je m'en tiendrai donc ici à faire ressortir que tous le faits résultant des expériences de de Vries concordent admirablement et d'une manière rigoureusement précise avec mes lois, sans que d'autre part ils puissent récévoir une explication satisfaisante par l'interprétation des autres Biologistes et du savant botaniste d'Amsterdam.

Le Prof. de Vries a donc croisé les deux espèces: *Oenothera biennis* et *O. muricata*, en obtenant les hybrides réciproques, c'est-à-dire qu'il a croisé *O. biennis* ♂ avec *O. muricata* ♀ et *O. muricata* ♂ avec *O. biennis* ♀.

Il a avant tout constaté que ces deux sortes d'hybrides ne sont pas égaux, ce que d'ailleurs est un fait connu chez les végétaux aussi bien que chez les animaux. Il nous suffit d'en citer l'exemple du mulet et du bardot. Mais, bien que cette différence puisse présenter quelque intérêt au point de vue biologique, il n'en a pas pour nos considérations, puisque mes lois se rapportent aux produits des hybrides.

Ce qui importe surtout de constater c'est, qu'ayant croisés entr'eux les hybrides de la même sorte (que j'ai appelés unilatéraux) il a vu que les produits se conservaient avec les caractères de ceux de la 1e génération, c'est-à-dire qu'il ne faisaient pas retour aux espèces souches. Il dit en effet, à l'égard des caractères des produits des hybrides issus du croisement de *O. biennis* ♂ et *O. muri-*

2) Giglio-Tos, E. — L'eredità e le leggi razionali dell' ibridismo. — „Biologica" vol. II, n° 10, 1908, pp. 1—36.

3) Giglio-Tos, E. — Les Problèmes de la Vie. — IVe Partie: La variation et l'origine des espèces. — Cagliari, 1910, pp. 56—90.

cata ♀: „Diese Merkmale erhielten sich durch vier Generationen unverändert und traten bei wiederholten Kreuzungen in derselben Weise auf“ (p. 98). Et à l'égard de ceux des hybrides issus du croisement de *O. muricata* ♂ et *O. biennis* ♀: . . . „auch hier ändern sich die Merkmale im Lauf der Generationen nicht.“

Remarquons avant tout que ces résultats sont contraires à l'interprétation de la formation des gamètes acceptée par tous les Biologistes et par de Vries même, qui d'ailleurs l'avait déjà remarqué, quelques années auparavant, lorsqu'il avait vu que les produits des hybrides de *O. biennis* ♂ et *O. muricata* ♀ se conservaient sans jamais faire retour aux espèces souches dans leurs générations ultérieures.

Tout Biologiste pourra en effet se convaincre facilement que. si cette interprétation était exacte, le croisement des hybrides de la même sorte, (mes hybrides unilatéraux) devrait donner des produits dont le 25% ferait retour à une des espèces, le 25% à l'autre espèce et le 50% se conserverait comme hybrides. On voit donc que les résultats réels ne correspondent nullement aux déductions qui découlent logiquement de l'interprétation courante. On doit par suite conclure que celle-ci est erronée.

Lisez au contraire ma IIe loi: Si les caractères des espèces sont equivalents, c'est-à-dire si aucun d'eux n'est dominant, les produits des croisements des hybrides unilatéraux, bien que plus variables, présentent à peu près les caractères des hybrides de la 1e génération. Les hybrides se conserveront donc comme tels.

Les résultats obtenus par de Vries correspondent d'une manière précise et rigoureuse à cette loi.

1° C'est là donc une première constatation de l'exactitude de mon interprétation.

Passons maintenant aux autres expériences de de Vries.

Dans l'été du 1908 il croisa les hybrides réciproques, c'est-à-dire les produits de (*O. biennis* ♂ × *O. muricata* ♀) avec ceux de (*O. muricata* ♂ × *O. biennis* ♀), en obtemant des produits qu'il appelle „doppeltreziproke Bastarde“.

D'après l'interprétation courante le 25% de ces produits devrai faire retour à l'espèce *O. biennis*, le 25% à l'autre espèce *O. muricata* et le 50% se conserver comme hybrides.

Rien de tout cela! En croisant les mâles de (*O. biennis* ♂ × *O. muricata* ♀) avec les femelles de (*O. muricata* ♂ × *O. biennis* ♀) il obtint au contraire des produits faisant tous retour à une seule espèce souche, a *O. biennis*. „Alle diese Pflanzen“ il écrit „entsprachen dem Typus der *O. biennis*, ohne irgendwelchen Einfluss der *O. muricata* zu verraten“.

Au contraire, en croisant les mâles de (*O. muricata* ♂ × *O. biennis* ♀) avec les femelles de (*O. biennis* ♂ × *O. muricata* ♀) au lieu d'obtenir le retour aux deux espèces souches et le 50 % d'hybrides, il constata que tous les produits de ce croisement étaient semblables à la seule espèce *O. muricata.* „Beide Generationen waren einförmig und unter sich gleich und stimmten in jeder Hinsicht mit der reinen *O. muricata* überein."

Voilà donc une autre preuve très évidente que l'interprétation donnée par les Biologistes actuels est erronée.

Voyons maintenant ce qui dit ma IIIe loi: Les croisements des hybrides réciproques donnent des produits qui font retour à l'une des espèces souches. Dans ce cas seulement les hybrides ne se conservent pas.

C'est précisément ce qui a constaté de Vries, les croisements n'ayant produit que le retour à une seule des deux espèces souches.

2° Nous trouvons donc ici une deuxième constatation de l'exactitude de mon interprétation.

Mais il y a plus.

Si nous comparons les autres loi avec les résultats obtenus par de Vries nous pourrons constater avec quelle admirable précision ils concordent.

Ma IVe loi dit: Le retour aux espèces souches se fait à l'espèce qui fonctionna comme mâle dans le 1e croisement, si l'hybride dérivé de ce croisement, se croisant avec son réciproque est un mâle: il a lieu au contraire à l'espèce qui fonctionna comme femelle, si l'hybride qui en dériva et qui se croise avec son réciproque, est une femelle.

Or, dans le premier cas de croisement des hybrides réciproques:

$$\frac{♂\ (O.\ biennis\ ♂ \times O.\ muricata\ ♀)}{♀\ (O.\ muricata\ ♂ \times O.\ biennis\ ♀)}$$

l'espèce qui fonctionna comme mâle dans le 1e croisement est *O. biennis* et l'hybride se croisant avec son réciproque est précisément mâle: le retour doit donc se faire à l'espèce *O. biennis.*

C'est ce que a constaté précisément le Prof. de Vries.

Dans le 2e cas de croisement au contraire:

$$\frac{♂\ (O.\ muricata\ ♂ \times O.\ biennis\ ♀)}{♀\ (O.\ biennis\ ♂ \times O.\ muricata\ ♀)}$$

l'espèce qui fonctionna comme mâle dans le 1e croisement est *O. muricata* et l'hybride se croisant avec son réciproque est mâle. Le retour doit donc se faire, dans ce cas, à l'espèce *O. muricata.*

Dans ce cas aussi, nous venons de le voir, les résultats réels obtenus par de Vries s'accordent admirablement avec les résultats prévus par mes lois rationnelles.

3° Nous avons donc, ici encore, une autre preuve de l'exactitude de mon interprétation.

Il en est de même des résultats obtenus par de Vries dans les croisement d'hybrides réciproques d'autres espèces.

Voici ces croisements:

♂ (*O. biennis* Chicago ♂ × *O. biennis* ♀) / ♀ (*O. biennis* ♂ × *O. biennis* Chicago ♀)	d'après ma IVe loi il devait obtenir et il a obtenu en effet: *O. biennis* Chicago.
♂ (*O. cruciata* ♂ × *O. biennis* ♀) / ♀ (*O. biennis* ♂ × *O. cruciata* ♀)	id. id. *O. cruciata*
♂ (*O. strigosa* ♂ × *O. biennis* ♀) / ♀ (*O. biennis* ♂ × *O. strigosa* ♀)	id. id. *O. strigosa*
♂ (*O. Hookeri* ♂ × *O. biennis* ♀) / ♀ (*O. biennis* ♂ × *O. Hookeri* ♀)	id. id. *O. Hookeri*
♂ (*O. lamarckiana* ♂ × *O. biennis* ♀) / ♀ (*O. biennis* ♂ × *O. lamarckiana* ♀) *laeta*	id. id. *O. lamarckiana*
♂ (*O. lamarckiana* ♂ × *O. biennis* ♀) / ♀ (*O. biennis* ♂ × *O. lamarckiana* ♀) *velutina*	id. id. *O. lamarckiana.*

4° Tous ces résultats correspondent donc exactement, eux aussi, à ceux que j'ai prévus et établis dans ma IVe loi.

Mais les expériences de de Vries portent aussi sur d'autres croisements.

Il a croisé les hybrides réciproques avec une des espèces souches, en obtenant des produits qu'il appelle „sesquireziproke" et qui réprésentent le type de l'une des espèces souches: „... und der Bastard, den ich jetzt einen sesquireziproken nenne, den Typus des anderen Großelters rein annehmen" (p. 100), tandis que d'après l'interprétation courante il aurait dû obtenir aussi des formes intermédiaires.

En croisant:

♂ (*O. muricata* ♂ × *O. biennis* ♀) / ♀ *O. muricata*	il a obtenu: *O. muricata*
♂ *O. biennis* / ♀ (*O. muricata* ♂ × *O. biennis* ♀)	il a obtenu: *O. biennis*
♂ (*O. lamarckiana* ♂ × *O. biennis* ♀) / ♀ *O. lamarckiana*	il a obteuu: *O. lamarckiana*
♂ *O. lamarckiana* / ♀ (*O. muricata* ♂ × *O. lamarckiana* ♀)	il a obtenu: *O. lamarckiana*

Rapportons-nous dans ce cas à ma XIIe loi: Dans les croisements entre les hybrides et les espèces souches, si l'on croise un hybride mâle avec l'espèce qui dans sa production fonctionna comme femelle, ou bien un hybride femelle avec l'espèce qui dans sa production fonctionna

comme mâle, l'hybridisme se conserve; si au contraire, on croise un hybride mâle avec l'espèce qui dans sa production fonctionna comme mâle, ou bien un hybride femelle avec l'espèce qui, dans sa production, fonctionna comme femelle le retour à ces espèces aura lieu.

Constatons donc avant tout que dans les expériences ci-dessus citées, où a lieu le retour à l'espèce souche, l'hybride ♂ (*O. muricata* ♂ × *O. biennis* ♀) se croisa avec l'espèce *O. muricata* qui dans sa production fonctionna comme mâle; l'hybride ♀ (*O. muricata* ♂ × *O. biennis* ♀) se croisa avec *O. biennis* qui dans sa production fonctionna comme femelle; l'hybride ♂ (*O. lamarckiana* ♂ × *O. biennis* ♀) se croisa avec *O. lamarckiana* qui dans sa production fonctionna comme mâle; et enfin l'hybride ♀ (*O. muricata* ♂ × *O. lamarckiana* ♀) se croisa avec *O. lamarckiana* qui dans sa production fonctionna comme femelle.

Or cela est précisément ce qui exige ma XIIe loi pour le retour aux espèces souches.

5° On ne pourrait donc obtenir des résultats plus concordants avec ceux prévus par ma XIIe loi et nous trouvons par suite, dans ces faits encore une autre, preuve de l'exactitude de mon interprétation.

Mais ma XIIIe loi dit encore: Le retour aux espèces souches a lieu à l'espèce qui fonctionna comme mâle dans la production des hybrides, si les mâles de ceux-ci se croisent avec les femelle s de cette espèce: et à l'espèce qui fonctionna comme femelle si les femelles des hybrides se croisent avec les mâles de cette espèce.

Or dans les expériences ci-dessus citées nous voyons précisément que: dans le retour à l'espèce *O. muricata* celle-ci fonctionna comme mâle dans la production des hybrides et les hybrides qui se croisent avec l'espèce souche sont des mâles: dans le retour à *O. biennis* celle-ci fonctionna comme femelle dans la production des hybrides et ce sont les femelles des hybrides qui se sont croisées avec les mâles de l'espèce: que dans le 1e cas de retour à *O. lamarckiana* se présentent les mêmes conditions que dans le retour à *O. muricata* et dans le 2e cas les mêmes que dans le retour à *O. biennis*.

6° Ici ancore nous trouvons donc une coïncidence parfaite entre les résultats réels et les résultats théoriques prévus par mon interprétation.

Enfin le Prof. de Vries a encore fait d'autres croisements en obtenant des hybrides qu'il appelle „itératives". Ces produits dérivent du croisement d'une espèce souche avec l'hybride dérivé du croisement de cette même espèce avec l'hybride. Il croisa, par exemple, *O. muricata* ♂ avec l'hybride dérivé du croisement :

$$\frac{♂\ O.\ muricata}{♀\ (O.\ muricata\ ♂ \times O.\ biennis\ ♀)}$$

et *O. biennis* ♂ avec l'hybride dérivé du croisement:

$$\frac{♂\ O.\ biennis}{♀\ (O.\ biennis\ ♂ \times O.\ muricata\ ♀)}$$

ce qui nous pouvons réprésenter comme il suit:

1⁰ $$\frac{♂\ O.\ muricata}{♀\left\{\dfrac{♂\ O.\ muricata}{♀\ (O.\ muricata\ ♂ \times O.\ biennis\ ♀)}\right.}$$

2⁰ $$\frac{♂\ O.\ biennis}{♀\left\{\dfrac{♂\ O.\ biennis}{♀\ (O.\ biennis\ ♂ \times O.\ muricata\ ♀)}\right.}$$

Remarquons avant tout dans ce cas que dans le croisement de *O. muricata* ♂ avec l'hybride ♀ (*O. muricata* ♂ × *O. biennis* ♀) et de *O. biennis* ♂ avec l'hybride ♀ (*O. biennis* ♂ × *O. muricata* ♀) on a croisé l'hybride ♀ (*O. muricata* ♂ × *O. biennis* ♀) avec l'espèce souche *O. muricata* qui dans sa production fonctionna comme mâle, et l'hybride ♀ (*O. biennis* ♂ × *O. muricata* ♀) avec l'espèce souche *O. biennis* qui, elle aussi, dans sa production fonctionna comme mâle. Or, d'après ma XIIe loi nous savons que, dans ce cas, les produits doivent se conserver comme hybrides sans faire retour à l'espèce souche. Il en sera donc de même des produits obtenus par le croisement réitéré de l'espèce souche avec ces hybrides, pourvu, bien entendu, que les hybrides dans le croisement fonctionnent toujours comme femelles et pas comme mâles. Le Prof. de Vries, d'après ma loi, aurait donc dû obtenir des hybrides se conservant comme tels.

C'est précisément ce qu'il a obtenu, comme il l'avoue, lui-même: „Auch von diesen Kreuzungen habe ich eine ziemlich vollständige Auswahl angeführt. Ich nenne hier aber nur *O. muricata* × *muricata* × (*muricata* × *biennis*), welcher von *O. muricata* × *biennis* nicht zu unterscheiden war, sowie *O. biennis* × *biennis* × (*biennis* × *muricata*), welcher den Typus *O. biennis* × *muricata* führte“ (p. 100).

7⁰ Nous voyons donc que, même dans les cas les plus complexes, les résultats prévus et établis théoriquement par mes lois se vérifient avec la plus grande exactitude.

Ce sont donc 7 cas, tous différents, dans lesquelles mes lois rationelles reçoivent par les faits réels une confirmation complète et exacte.

Du reste, avec le tableau synoptique que j'ai donné, aussi bien dans ma note sur les lois rationnelles de l'hybridisme (p. 30) que

dans la IVe Partie de mes „Problèmes de la Vie“ (p. 80) le lecteur pourra par lui-même déduire exactement tous les résultats qu'on doit obtenir dans les différentes sortes de croisements. Il n'aura qu'à suivre les principes, d'ailleurs très simples, qui constituent la base de mon interprétation de la reproduction, de la maturation des cellules sexuelles et de la formation des gamètes.

Je ne veux et je ne puis pas entrer ici en discussion sur la valeur de mon interprétation et sur celle des autres, aujourd'hui courantes. Je n'ai voulu ici que faire constater par les Biologistes la concordance parfaite et rigoureusement précise des résultats prévus par moi théoriquement et ceux réels qui vient d'obtenir le savant Botaniste d'Amsterdam.

Cependant deux observations sont nécessaires:

1° D'après mon interprétation le retour aux espèces souches pures n'est jamais possible parce que les gamètes, selon moi, ne se forment jamais parfaitement et rigoureusement purs. Bien que, à ce point de vue, les faits ne paraissent pas en parfait accord avec mes déductions, je dois néammoins insister sur elles, avant tout parce qu'il n'est pas toujours facile et possible de juger exactement de cette pureté par les caractères somatiques, jugement qui exige une habileté toute spéciale, telle que celle des plus fins cultivateurs; en deuxième lieu parce cette pureté, sur laquelle se fondaient la loi de Mendel et la prétendue séparation des caractères dans les gamètes, n'est plus acceptée aujourd'hui, même par les plus chauds partisans de cette théorie.

2° Comme j'ai déjà fait remarquer dans mes travaux précédents il y a des cas où il paraît que mon interprétation ne corresponde pas aux faits. Mais ce sont les cas seuls où il s'agit de caractères dominants. Or la dominance d'un caractère peut tellement masquer les résultats, qu'il est probable que cette discordance ne soit qu'apparente. Les observations ultérieures pourront les démontrer.

Malheureusement la plupart des résultats d'hybridisme, que nous connaissons, ne permettent pas de constater l'exactitude de mes lois, parce qu'on n'a pas tenu bien compte de leur mode d'origine. On vient de voir que dans mon interprétation est absolument nécessaire de tenir un compte exact et rigoureux du mode de formation des hybrides, c'est-à-dire du sexe des espèces et des hybrides qui se croisent et du sexe des parents qui leur ont donnée nassaince. C'est ce qui a fait le Prof. de Vries dans les expériences que nous venons de citer.

Je publiai ma note sur les lois rationnelles de l'hybridisme, où j'invitai les Biologistes à vérifier si mes lois correspondaient à la réalité des faits, dans l'année 1908. De cette même année datent les expériences de de Vries ci-dessus citées.

Puisque dans sa note de Vries ne fait mention de mes lois il est encore plus intéressant de constater leurs vérifications en tant que celles-ci, étant involontaires, acquièrent une valeur plus grande et exempte de tout soupçon. Je suis donc bien gré à M. le Prof. de Vries de m'avoir fourni, quoique involontairement, les preuves les plus éclatantes de la bonté de mon interprétation.

Si les expériences ultérieures donneront d'autres confirmations à mes lois c'est ce que j'espère et que nous verrons dans l'avenir. Mais j'ose dès maintenant affirmer qu'on ne connaît pas en Biologie d'autres cas où l'on ait pû prévoire et prédire autant de faits et avec une aussi rigoureuse précision que je l'ai fait dans mes lois rationnelles de l'hybridisme!

K. Escherich, Termitenleben auf Ceylon.

(Zugleich 189. Beitrag zur Kenntnis der Termitophilen.)

Von **E. Wasmann S. J.** (Valkenburg, Holland).

(Schluss).

Nicht bloß der Kontaktgeruch sondern auch der Ferngeruch ist bei *Eutermes monoceros* gut entwickelt. Ein aus seinem Zuge herausgenommener Arbeiter stürzt nach Escherich's Versuchen schon auf eine Entfernung von 8—10 cm direkt auf den Zug los. Auffallend war es bei diesen Experimenten, dass der herausgenommene Arbeiter nach seiner Rückversetzung auf den Pfad stets dieselbe Richtung einschlug, die er vorher verfolgt hatte. Bei jenen Ameisen, die durch eine Geruchsfährte sich leiten lassen, kann, wie Escherich (S. 119) bemerkt, der vom Körper der Ameisen stammende Geruchsstoff selber auf dem Hinweg und auf dem Rückweg vom Neste qualitativ verschieden sein[13]) und dadurch der Ameise die Richtung vom oder zum Neste angeben.

Bei den Termiten, wo die Wegmarkierung durch ein proktodäales Sekret erfolgt, versagt diese Erklärung. Escherich versucht deshalb eine andere an ihre Stelle zu setzen. Er meint, das Tier, welches im Hauptstrome mitgerissen werde, habe „andere Eindrücke" als jenes, das in einer dem Hauptstrome entgegengesetzten Richtung läuft. Wie sich aber hieraus erklären soll, dass ein auf seinen Pfad zurückversetzter Arbeiter nicht erst durch das Zusammenprallen mit entgegenkommenden Gefährten über die Zugrichtung orientiert wird, sondern direkt in der vorigen Richtung weiterläuft, bleibt trotzdem ungelöst. Es ist vergeblich, hier mit Escherich an das Gedächtnis des Tieres zu appellieren, in welchem die

13) Hierzu kommt noch die Geruchsform der Fährte, die ebenfalls — wegen der verschiedenen Stellung der Füße der Ameisen — auf dem Hin- und Rückweg verschieden ist. Hierauf habe ich schon 1899 aufmerksam gemacht. (Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen, Zoologica Heft 26, S. 26; 2. Aufl., Stuttgart 1909, S. 28.)

vor der Unterbrechung seines Marsches erhaltenen Eindrücke sich bewahrt haben sollen; denn hierbei wird bereits vorausgesetzt, was zu erklären ist, nämlich, dass jene Eindrücke die Zugrichtung angeben können.

Die Nahrung von *Eutermes monoceros* (S. 106 ff.) besteht größtenteils aus Flechten, wie Petch durch die Untersuchung der von den Arbeitern heimgetragenen „grauen Klümpchen" feststellte. Das Ziel der Expeditionen dieser Termite ist daher, auf die Flechtenweide zu gehen. Escherich beobachtete sie auch selbst beim Abweiden der Flechten. Sie scheinen übrigens nicht ausschließlich Flechten- oder Algenfresser zu sein, sondern wurden mehrfach auch beim Verspeisen ihrer eigenen toten Gefährten, also beim Kannibalismus überrascht. Hierin stehen sie, wenn man einen „ethischen Maßstab" anlegen will, jedenfalls hinter den Ameisen zurück, welche ihre eigenen Koloniegenossen nach deren Tod nicht aufzufressen, sondern zu „begraben" pflegen.

Weiterhin (S. 108) entwirft Escherich eine anziehende Schilderung der gegenseitigen Leck- und Reinigungsdienste bei *Eutermes monoceros*. Er meint, einem Laien müsse sich bei Beobachtung solcher Szenen unwillkürlich der Vergleich mit Affen aufdrängen, die sich gegenseitig „lausen". Für einen Kenner der Ameisenbiologie müsste allerdings der von Escherich nicht angezogene Vergleich mit den ganz ähnlichen, ebenso häufigen und ebenso drolligen gegenseitigen Leck- und Waschszenen bei den Ameisen noch viel näher liegen.

Wie in vielen anderen Punkten, so hat die schwarze Termite auch im Nestbau (S. 109ff.) große Ähnlichkeit mit *Lasius fuliginosus*. Bei beiden ist das Nest aus schwarzbraunem bis schwarzen Holzkarton verfertigt und besteht aus einem Labyrinth von Hohlräumen und Gängen, die nur durch dünne Kartonwände untereinander getrennt sind. Ebenso ähnlich ist auch die Lage der Nester beider Tiere, indem sie meist in hohlen Baumstämmen sich finden. Über die Baumethode glaubt Escherich einstweilen feststellen zu können, dass diese Termite zwar hauptsächlich mit stomodäalem Material baut wie die Hügeltermiten, daneben aber auch proktodäalen Zement verwendet. Die hohlen Baumstämme, welche Nester von *Eutermes monoceros* umschließen, sind schon äußerlich kenntlich durch große, unregelmäßig geformte schwarze Klumpen, die gleich Stalaktiten herabhängen und als Kotansammlungen der Termiten — also als „Abtritte" der Termitennester, wie Escherich sich ausdrückt — zu betrachten sind. Den Soldaten, welche die Öffnungen dieser Lokalitäten bewachen, will er (S. 114) sogar „den Titel und Rang von ‚Abtrittswächtern' zuerkennen". Einen solchen Luxus können sich die Ameisen allerdings nicht leisten, da sie es noch nicht bis zu so vornehmen „Ab-Salonen" gebracht haben!

Das Mitteilungsvermögen der schwarzen Termite scheint nach Escherich (S. 120) gut entwickelt zu sein. Dies macht sich besonders an den Wanderzügen bemerkbar, in denen eine feindliche Störung an einer Stelle sofort eine blitzschnell sich fortpflanzende Aufregung hervorruft. Über die speziellen Organe dieses Mitteilungsvermögens sagt er nichts, aber es sind wohl hauptsächlich die Fühlerschläge, welche hier wie bei den Ameisen die Erregung von einem Individuum auf das andere übertragen.

Auf die übrigen, von Escherich (S. 121ff.) kürzer behandelten *Eutermes*-Arten, *ceylonicus* Holmgr. und *rubidus* Hag., können wir hier nicht weiter eingehen. Es sei nur bemerkt, dass *ceylonicus* bei den Reparaturarbeiten der Nester proktodäale Flüssigkeit als Mörtel verwendet. Bei diesem *Eutermes* entdeckte er auch einen interessanten Termitophilen, nämlich eine von Silvestri als „larva eutermina" beschriebene Käferlarve, die mit den Termitenarbeitern im Habitus wie im Benehmen auffallend mimikriert. Am Schlusse des Abschnittes über die Kartonfabrikanten (S. 133) bemerkt er, dass die Bauten von *Eutermes rubidus* durch ihre Einfachheit und Zerbrechlichkeit von denen anderer Verwandten abweichen und bei ihrer Verfertigung auch „nichts von dem reichlichen proktodäalen oder stomodäalen Zement" zeigen, dessen andere Termiten sich gewöhnlich hierzu bedienen. Er zieht daraus den Schluss, dass die Termiten in ihrer Baumethode „durchaus nicht an ein Schema gebunden sind, sondern je nach dem Zweck oder der gewollten Haltbarkeit der zu errichtenden Bauten verschiedene (einfache oder kompliziertere) Methoden anzuwenden imstande sind".

Hier müssen wir allerdings die kritische Bemerkung beifügen, dass durch die verschiedene Bauart bei verschiedenen *Eutermes*-Arten nur die spezifische Mannigfaltigkeit der Nestbauinstinkte bewiesen wird, nicht aber die individuelle Mannigfaltigkeit, um die es sich bei der psychologischen Bewertung der Instinkttätigkeiten doch hauptsächlich handelt. Nur wenn ein und dieselbe Termitenart je nach den wechselnden Bedürfnissen verschiedene Baumethoden anwenden würde, könnte man von einer „Plastizität" ihres Nestbauinstinktes sprechen, die derjenigen vieler Ameisen vergleichbar wäre; sonst nicht. Es scheint uns deshalb, als ob Escherich auch hier den Kern der Frage umgangen habe. Auch wenn ein und dieselbe Termitenart bei ihren Haupt- und Nebenbauten verschieden verfährt, so läge dies immer noch innerhalb des Rahmens der spezifischen, nicht der individuellen Mannigfaltigkeit der Instinktbetätigung.

III. Verschiedene Beobachtungen und Versuche.

1. Beobachtungen an Königinnen. — Zuerst gibt Escherich hier (S. 135ff.) einige Wahrnehmungen, die er in Versuchs-

nestern an Königinnen von *Termes Redemanni* und *obscuriceps* angestellt hatte. Er schildert die Pflege derselben durch die Arbeiter und ihre Bewachung durch die Soldaten. Die Hauptaufmerksamkeit der Arbeiter wie der Soldaten ist auf das Hinterleibsende der Königin gerichtet, aus welchem von Zeit zu Zeit ein Tropfen einer bläulich schimmernden Flüssigkeit hervorquillt, der von den Termiten gierig aufgeleckt wird und den sie sich sogar gegenseitig vom Munde zu stehlen suchen. Unterdessen geht die Eiablage der Königin ziemlich regelmäßig vor sich. Alle 4—6 Sekunden tritt ein Ei aus, das sofort von einem Arbeiter ergriffen und fortgetragen wird. Auch auf der Oberfläche des Hinterleibes der Königin sind zahlreiche Arbeiter und Soldaten beschäftigt, die Königin fortwährend zu belecken, wobei sie von Zeit zu Zeit lebhafte Zitterstöße mit ihrem Kopf gegen die königliche Leibeswand ausführen. Es handelt sich dabei offenbar um die Erlangung von Exsudaten aus dem Körper der Königin. Sogar ein Stück Haut wurde der Königin einmal von einem großen Arbeiter aus dem Leibe gerissen und der aus der Wunde tretende Saft (Blut!) gierig aufgeleckt. Escherich glaubt, auf derartige Verwundungen die kleinen braunen Stellen zurückführen zu können, die man häufig am Leibe der Königin trifft und sie als „Narben" deuten zu sollen. Ich habe daraufhin die mir vorliegenden zahlreichen Königinnen von *T. Redemanni* und *obesus* untersucht, aber nur sehr selten eine Spur von einer vereinzelten wirklichen Narbe gefunden. Bei den Königinnen von *obesus* ist allerdings die ganze Dorsalseite des Hinterleibes mit sehr kleinen, gelbbraunen oder braunen punktförmigen Flecken übersät, von denen manchmal, besonders bei alten Individuen, ein kleiner bräunlicher Strahlenkranz ausgeht. Bei stärkerer Vergrößerung erweisen sich diese dunklen Punkte jedoch als die Enden von schwach erhabenen, papillenförmigen Erhebungen der Haut. Ihre große Zahl — bei einer alten Königin von *T. obesus wallonensis* erreicht dieselbe etwa 4000 — und ihre regelmäßige Anordnung, die stets eine gewisse Distanz zwischen den winzigen braunen Flecken zeigt, machen es wenig wahrscheinlich, dass es hier um „Narben" sich handle.

Die gegenseitige Fütterung der Arbeiter wurde von Escherich häufig beobachtet und zwar im Anschluss an die Beleckung der Königin. Aus diesen Beobachtungen schließt er (S. 141), „dass das eifrige Belecken der Königin nicht nur dem Reinigungstrieb der Arbeiter entspringt, sondern mindestens ebensosehr dem Ernährungstrieb, oder wie Holmgren sagt, dem ‚Exsudathunger'", mit anderen Worten, der Naschhaftigkeit der Termiten, welche auf die Erlangung angenehm schmeckender Stoffe gerichtet ist. Da die Termitenkönigin, wie Holmgren (Termitenstudien I, 1910) gezeigt hat, ähnliche Exsudatgewebe besitzt, wie sie

von mir 1903 bei echten Termitengästen nachgewiesen worden waren, aber in noch stärkerer Entwickelung als sie bei letzteren sich finden, so ist Holmgren's „Exsudattheorie“ [14]) ohne Zweifel berechtigt, und auch Escherich stimmt ihr zu, indem er (S. 142) sagt: „Die Pflege der Königin entspricht ganz und gar der Pflege, wie sie die Symphilen von Seite ihrer Wirte empfangen.“

So weit wären Escherich's Ausführungen über die Exsudattheorie und über die zwischen der Behandlung der Königin und der echten Gäste bei den Termiten bestehende Analogie richtig. Völlig unrichtig und Verwirrung stiftend sind dagegen die Schlussfolgerungen, die er weiterhin hieraus gegen die Annahme von sogen. Symphilieinstinkten bei den Termiten und den Ameisen zieht. Gründliche Aufklärung ist hier um so nötiger, da Escherich in einem vielleicht allzu siegesbewussten Tone gegen meine diesbezüglichen Anschauungen sich wendet (S. 143):

„Wenn es noch eines weiteren Beweises für die Nichtexistenz eines besonderen, auf die echten Gäste gemünzten(!) Instinktes (eines sogen. Symphilieinstinktes) bedurft hätte, so ist er damit erbracht; denn jetzt sehen wir, dass in dem ganzen Benehmen der Ameisen und Termiten gegen ihre Gäste kein einziges neues Moment enthalten ist, da ja Exsudat und Fütterung (die beiden Hauptmomente der Symphilie) in der gleichen Verknüpfung auch in dem Verhältnis zwischen Königin und Arbeiter die Hauptrolle spielen Es ist mir daher wenig verständlich, wie Wasmann in der Exsudattheorie Holmgren's einen weiteren Beweis für seinen ‚Symphilieinstinkt‘ sehen kann.“

Vielleicht wird es Herrn Escherich etwas verständlicher auf Grund der folgenden kritischen Bemerkungen. Alles, was Escherich hier gegen die Annahme eines „eigenen Symphilieinstinktes“ vorbringt, richtet sich nicht gegen meine Ansicht über den Symphilieinstinkt, sondern bloß gegen seine eigene Darstellung desselben. Es hat sich hier eine Verwechslung des Fragepunktes eingeschlichen, auf welche aufmerksam gemacht werden muss. Nach unserer, seit Jahren über diese Frage geführten Kontroverse hätte es Herrn Escherich zweifellos bekannt gewesen sein können, dass ich den Symphilieinstinkt nicht in dem Sinne als einen „besonderen Instinkt“ betrachte, als ob derselbe von den übrigen Grundinstinkten der Ameisen bezw. der Termiten verschieden wäre. Ich erklärte vielmehr wiederholt und ausdrücklich die Symphilieinstinkte nur für spezielle Modifikationen und Kombinationen schon vorhandener Grundinstinkte. Ihre Basis ist der Brutpflege-

14) Siehe mein Referat „Nils Holmgren's neue Termitenstudien und seine Exsudattheorie“ (Biol. Centralbl. 1910, Nr. 9, S. 303–310).

trieb bezw. der Trieb zur Pflege der Königinnen, verbunden mit der Naschhaftigkeit[15]) der Wirte, oder wie wir mit Holmgren sagen können, mit ihrem Exsudatverlangen, das durch die Produkte der Exsudatgewebe der echten Gäste gereizt wird. Ich gab und gebe Escherich daher gern zu, dass die Symphilieinstinkte der Ameisen und der Termiten nicht als etwas in ihrer Wurzel von jenen Grundinstinkten Verschiedenes aufzufassen sind. Aber ich frage: Wie kommt denn Escherich hier dazu, mir ohne weiteres diese Ansicht über den Symphilieinstinkt zuzuschreiben? Da bedurfte es allerdings „keiner weiteren Beweise mehr" für „die Nichtexistenz" eines solchen „Symphilieinstinktes"!

Er hat somit die Frage, um die es sich hier wirklich handelt, gar nicht berührt, sondern umgangen. Dieselbe lautet: Gibt es spezielle Symphilieinstinkte in dem Sinne, dass sich bei den Ameisen und den Termiten erbliche Modifikationen und Kombinationen jener allgemeinen Grundinstinkte stammesgeschichtlich herausgebildet haben, welche in spezifisch begrenzter Weise auf die Pflege und die Zucht bestimmter echter Gäste gerichtet sind, z. B. auf *Atemeles emarginatus* bei *Formica fusca*, auf *Atemeles paradoxus* bei *Formica rufibarbis*, u. s. w.? Diese erblichen Instinktmodifikationen der Wirte sind biologische Tatsachen, die Escherich nicht dadurch hinwegräumen kann, dass er sie ignoriert. Diese erblichen Modifikationen haben sich im Laufe der Stammesgeschichte der Wirte bei verschiedenen Ameisen- und Termitenarten, ja manchmal sogar bei verschiedenen Rassen derselben Art — ich erinnere an das obige Beispiel von *Formica fusca* und *rufibarbis* — in verschiedener Weise entwickelt, und sie haben zu verschiedenen, in bezug auf ihr Objekt spezialisierten Endresultaten geführt. In diesem Sinne, und zwar nur in diesem Sinne sprach ich von der Existenz „besonderer Symphilieinstinkte".

In meiner Arbeit „Über Wesen und Ursprung der Symphilie" (Biolog. Centralbl. 1910, Nr. 3—5) hatte ich diesen meinen Standpunkt nochmals klar und unzweideutig dargelegt und gegen die Einwendungen von Escherich begründet. Wenn letzterer somit auf diese Frage nochmals eingehen wollte, so musste er, um nicht Missverständnisse hervorzurufen und die Frage zu verwirren statt sie zu klären, auf diesen meinen Standpunkt sich stellen, nicht aber einen anderen mir unterlegen. Statt dessen begnügt sich Escherich mit folgender Anmerkung (S. 143):

15) Ich sage mit der „Naschhaftigkeit", nicht mit dem „Ernährungstrieb", weil tatsächlich die Exsudate der echten Gäste nur ein angenehmes Reizmittel, nicht aber ein eigentliches Nahrungsmittel für die Wirte darstellen. Bei den physogastren Termitophilen, deren Exsudatgewebe hauptsächlich das Blutgewebe ist, verwischt sich diese Grenze.

„Ich glaube nicht, dass ich irgendwie missverstanden werden kann; ich verzichte daher auch auf eine längere Erwiderung auf Wasmann's letzte ausführliche Polemik gegen mich (im Biolog. Centralbl. 1910), zumal bereits F. Schimmer eine mit meinen Anschauungen völlig übereinstimmende Antwort darauf veröffentlicht hat (F. Schimmer, „Über die Wasmann'sche Duldungshypothese" u. s. w. im Zool. Anz. XXXVI (1910), S. 81—95)."

Es ist mir nicht klar geworden, für welche Leser diese Anmerkung Escherich's eigentlich bestimmt war. Jedenfalls nicht für jene, welche die diesbezügliche Kontroverse bisher aufmerksam verfolgt und auch die obige Arbeit „Über Wesen und Ursprung der Symphilie" gelesen haben. Auch nicht für Leser, welche Schimmer's von Escherich als Widerlegung derselben zitierte Arbeit gelesen haben; denn diese mussten doch sofort bemerken, dass die Duldungsinstinkte, die sich auf die indifferent geduldeten Gäste beziehen, nicht identisch sind mit den Symphilieinstinkten, um die es sich in der Kontroverse mit Escherich handelte und die in Schimmer's Arbeit nur nebensächlich gestreift worden waren. Auf diese Arbeit Schimmer's konnte Escherich sich also schwerlich berufen. Zudem habe ich seither[16]) auch Schimmer's Leugnung der „Duldungsinstinkte" von *Dinarda* u. s. w. widerlegt und gezeigt, dass es auch auf diesem Gebiete erbliche Instinktmodifikationen im Verhalten der Ameisen gegenüber ihren Gästen gibt. Was bleibt da von der ganzen Anmerkung Escherich's noch übrig?

2. Kämpfe zwischen Termiten. — An zweiter Stelle behandelt Escherich in diesem Kapitel die von ihm veranstalteten Kämpfe zwischen Termiten verschiedener Arten bezw. verschiedener Kolonien, Kämpfe zwischen *Capritermes*-Soldaten aus verschiedenen Nestern, zwischen *T. obscuriceps* und *T. Redemanni* u. s. w. Die Einzelheiten dieser Versuche sind recht interessant. Auch die Bethe'sche Bademethode wurde wiederholt angewandt, um den Eigengeruch der Termiten zu maskieren. Die Schlussfolgerungen aus diesen Versuchen zieht Escherich S. 158ff.

Es ergibt sich aus denselben erstens eine verschiedene Kampfesweise bei verschiedenen Termitengattungen: „Der *Termes*-Soldat benutzt als Hauptwaffe seine Kiefer, die er als Dolch oder Schere gebraucht; der *Capritermes*-Soldat kämpft ebenfalls mit seinen (langen, asymmetrischen) Kiefern, jedoch gewöhnlich so, dass er damit den Feind weit von sich schleudert; der *Eutermes*-Soldat verwendet als Hauptwaffe seine ‚Nase', mit der er auf den Feind lostrommelt, ihn zugleich mit seinem Nasensekret

16) Gibt es erbliche Instinktmodifikationen im Verhalten der Ameisen gegenüber ihren Gästen? (Zoolog. Anz. XXXVII, Nr. 1, 3. Jan. 1911, S. 7—18).

beschmierend; und der *Coptotermes*-Soldat verteidigt sich mit seinem ‚Milchsaft'[17], mit dem er den Feind dermaßen einseift und verklebt, dass derselbe kampfunfähig gemacht wird. Als eine besondere Eigentümlichkeit sei auch noch das ‚Köpfen' der *Termes obscuriceps*-Arbeiter hervorgehoben."

Zweitens ergibt sich eine verschiedene Kampfesweise der Kasten einer und derselben Gattung oder Art (S. 159): „Sodann zeigte sich aus einer Reihe von Versuchen ein wesentlicher Unterschied zwischen Arbeitern und Soldaten (wenigstens soweit es die Gattung *Termes* betrifft), den wir etwa folgendermaßen formulieren können: Handelt es sich um gleich große Gegner, so werden dieselben in erster Linie von den Arbeitern bekämpft, während die Soldaten dem Kampf möglichst auszuweichen versuchen. Handelt es sich dagegen um viel größere Gegner, so sind es umgekehrt die Soldaten, die den Kampf aufnehmen, während die Arbeiter sich mehr oder weniger indifferent benehmen. Dies mag daher rühren, dass im ersteren Falle die Soldaten infolge ihrer Organisation (Kieferbildung) im Nachteile sind; denn sowie es einem Arbeiter gelingt, den Soldaten an der Unterseite zu packen (und darauf zielen es die Arbeiter ab), so ist der Soldat verloren, weil die aufwärts gebogenen Kiefer es ihm unmöglich machen, den ventral festgebissenen Feind zu erreichen. Bei einem ihm an Größe weit überlegenen Feind dagegen fällt dieses Moment weg und die scharfen Scherenkiefer des Soldaten können gut zur Geltung kommen. Der Termitensoldat ist eben sehr einseitig spezialisiert und zwar in erster Linie für die Verteidigung der Nesteingänge."

Drittens ergibt sich aus Escherich's Versuchen, dass die Larven von fremden Termiten „eine weit geringere feindliche Reaktion auslösen als fremde Imagines" (S. 160). Aus einigen Experimenten scheint auch hervorzugehen, „dass die Soldaten schärfere Sinnesorgane zur Perzeption von Fremdgerüchen besitzen als die Arbeiter". Endlich lehren die Badeexperimente, „dass die Erkennung von Freund und Feind mit Hilfe des Geruchssinnes (resp. Kontaktgeruchs) stattfindet". Allerdings bezeichnet er diese Experimente als „noch sehr erweiterungsbedürftig".

Vergleichen wir nun mit diesen wirklichen Resultaten der Escherich'schen Versuche seine im Vorwort (S. VIII) aufgestellte Behauptung, durch seine in diesem Kapitel mitgeteilten Beobachtungen über die Kämpfe bei Termiten sei der Einwand widerlegt, dass die Termiten den Ameisen in bezug auf die individuelle Betätigung ihrer Instinkte nachständen. Von dieser angeblichen Widerlegung ist hier nichts zu finden; denn seine Versuche

17) Einem Sekret der vorragenden Fontanellgrube der Stirn.

zeigen zwar die spezifische Mannigfaltigkeit der Kampfesweise bei Termiten verschiedener Gattungen und Arten sowie auch die Verschiedenheit der Kampfesweise der Kasten einer und derselben Art. Diese Verschiedenheiten sind aber, wie Escherich selber richtig hervorhob, morphologisch begründet in der einseitigen Spezialisierung der Kasten, namentlich der Soldatenkaste. Dagegen finden wir bei ihm keinen Beweis für die individuelle Mannigfaltigkeit der Kampfesweise und des ganzen Benehmens, wie sie z. B. bei den morphologisch untereinander gleichen Arbeiterameisen einer und derselben Kolonie von *Formica sanguinea* sich zeigt[18]).

Escherich hat daher die psychische Begabung der Termiten zu hoch eingeschätzt, wenn er behauptete (S. VIII), „dass die Mannigfaltigkeit der individuellen Instinktbetätigung, relativ betrachtet, bei den Termiten heute bereits eine größere ist als bei den Ameisen". Das ist eine durch die Tatsachen nicht gerechtfertigte Übertreibung, wie wir es auch bezüglich der Nestbaukunst (oben S. 406) und der übrigen von Escherich zwischen den Ameisen und den Termiten gezogenen Parallelen im Verlaufe obiger Kritik gezeigt haben. Es bleibt also dabei, dass wenigstens bisher keine Beweise dafür existieren, dass die Termitenstaaten in psychischer Beziehung den Ameisenstaaten überlegen oder auch nur graduell gleichwertig seien.

Die nun folgenden Versuche (S. 160—161) Escherich's über die Lichtempfindlichkeit der Termiten haben wir schon oben (S. 398) erwähnt und brauchen hier nicht nochmals auf dieselben einzugehen.

IV. Ökonomisches.

Dieses Kapitel (S. 162—179) beschäftigt sich mit der vermeintlichen und der wirklichen Schädlichkeit der Ceylontermiten für menschliche Wohnungen, für Eisenbahnschwellen, für den Graswuchs — nach Green sind etwa zwei Drittel der Insel von Termiten unterminiert —, namentlich aber für die Tee- und andere Pflanzungen, wofür besonders *Calotermes*- und *Coptotermes*-Arten in Betracht kommen. Der Verf. fügt sodann einiges über Bekämpfungsmethoden bei, was von praktischem Nutzen besonders für Pflanzer sein kann.

Wer zwischen den recht interessanten positiven Ergebnissen in diesem Buche und den an dieselben vom Verf. geknüpften, manchmal recht subjektiven Schlussfolgerungen zu unterscheiden weiß, wird Escherich's „Termitenleben auf Ceylon" mit Nutzen lesen.

---

18) Siehe Wasmann: Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere, 2. Aufl., Freiburg i. B., 1900, S. 40.

Unter den Beiträgen der Mitarbeiter im systematischen Anhang (S. 180ff.) sei besonders auf Holmgren's Synopsis der Termiten von Ceylon und des angrenzenden Festlandes aufmerksam gemacht sowie auf die vortrefflichen Photographien derselben auf Taf. II und III. Überhaupt sind die Abbildungen in diesem Buche recht gut und machen auch der Verlagshandlung Ehre.

Über das Kleinhirn in der vergleichenden Anatomie.

Von Dr. V. Franz, Frankfurt a. M.
(Aus dem Neurologischen Institut.)

Nach Abschluss von Kleinhirnstudien an Knochenfischen möchte ich im folgenden einige allgemeinere Ergebnisse und einige sich daran knüpfende Erwägungen hervorheben. In den an anderer Stelle erscheinenden ausführlicheren Arbeiten[1]) mussten dieselben in das umfangreiche, in erster Linie den Hirnanatomen interessierende Tatsachenmaterial eingestreut und mit Rücksicht auf den im Grunde anatomischen Charakter der Untersuchungen etwas kürzer angedeutet werden, als es wünschenswert erscheint, wenn man auch den Fernerstehenden anregen will.

Welche Rolle spielt das Kleinhirn im Leben des Tieres, welche physiologische Bedeutung kommt ihm zu? Auf diese Frage weiß die vergleichende Anatomie unter Führung von Edinger einiges zu antworten, was sich mit den heute in der Hirnphysiologie der Menschen herrschenden Ansichten wohl vereinigen lässt.

Die Luciani'sche Lehre[2]) von der Funktion des menschlichen Kleinhirns besagt bekanntlich, dass das Kleinhirn die Funktionen der willkürlichen Körpermuskulatur verstärkt, und zwar macht es eine sthenische (d. i. die Energie der willkürlich Kontraktionen erhöhende), statische (d. i. Stetigkeit garantierende) und tonische (die Spannung des ruhenden Muskels erhöhende) Wirkung geltend. Nach Munk[3]) soll dagegen das Kleinhirn auf Augen- und Kopfmuskeln gar keinen Einfluss ausüben, seine spezifische Funktion soll vielmehr in der feineren Gleichgewichtserhaltung oder Gleichgewichtsregulierung beim Sitzen, Liegen, Gehen, Stehen u. s. w. beruhen. Nach Luciani ist das Kleinhirn nicht geradezu das Organ der Gleichgewichtserhaltung, wohl aber ist es an der Erhaltung des Gleichgewichts beteiligt durch die oben besagten Wirkungen[4]). —

1) Franz, V., Das Kleinhirn der Knochenfische. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anatomie, zurzeit im Druck. — Derselbe: Das Mormyridenhirn. Ebenda.

2) Luciani, L., Das Kleinhirn. Leipzig 1893.

3) Munk, H., Über die Funktionen des Kleinhirns. I und II. Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wissensch., Math.-physik. Klasse 1906 u. 1907.

4) Ich nenne nur die wichtigsten heutigen Theorien. Weiteres siehe bei G. van Rynberk: Die neueren Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Kleinhirns der Säuger. Sammelreferat. Folia neurobiologica Bd. I, 1908.

Welche Ansicht auch die richtige sein mag, in jedem Falle ist dann das Kleinhirn von hoher Bedeutung bei der Lokomotion.

Und so viel hat sich auch bereits aus der vergleichenden Anatomie ergeben. „Die minimale Ausbildung des ganzen Organes bei den kriechenden Tieren und seine Zunahme bei den großen Schwimmern weist darauf hin, dass es im wesentlichen nur Funktionen hat, die irgendwie mit der Lokomotion zusammenhängen . . .

„Auch die mächtigen Verbindungen mit dem Tonusnerven des Labyrinthes und mit dem Trigeminus lassen schon als sehr wahrscheinlich erscheinen, dass das Cerebellum irgendwie zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichts und des Muskeltonus in einer Beziehung stehen muss" (Edinger, Vorlesungen, Bd. II, 7. Aufl., 1908).

Was den Parallelismus zwischen der Ausbildung des Kleinhirns und der Stärke der lokomotorischen Tätigkeit betrifft, so sei mit Edinger daran erinnert, dass nicht nur von Klasse zu Klasse, von Familie zu Familie, sondern selbst von Art zu Art (sicher wenigstens von Gattung zu Gattung) die Kleinhirngröße variiert je nach der Stärke der Lokomotion. So findet sich ein besonders einfaches und kleines Cerebellum bei den Cyclostomen, Amphibien und vielen Reptilien. Aber bei den Schwimmern unter den Reptilien, wie Alligator, Krokodil, Chelone midas, ist das Kleinhirn schon bedeutend vergrößert. Groß und stark gefaltet ist die Kleinhirnplatte bei den Haien. Unter den Teleostiern finden sich enorme Unterschiede, z. B. ist es bei den Schollen (*Pleuronectes*), ausgesprochenen Wenigschwimmern, sehr klein, beim Thunfisch (*Thynnus*) dagegen, vielleicht dem schnellsten Schwimmer, sehr groß und massiv. Sehr trägen Tieren, wie *Myxine* und *Proteus*, fehlt das Cerebellum ganz (Holm[5]), Edinger[6]), Hirsch-Tabor[7])).

Edinger führt auch an, dass der Flussaal *Anguilla*, ein Schlammleber, ein kleineres Cerebellum besitzt als der Meeraal *Conger*. Diese Angabe schien unwahrscheinlich, nachdem bekannt geworden war, dass auch der Flussaal zum Laichen eine große Wanderung weit ins Meer hinaus ausführt (Joh. Schmidt[8])). Wir haben sie daher nachgeprüft und gefunden, dass sie tatächlich auf Irrtum beruhte.

Für möglich konnte man halten, dass der junge, noch in den Flüssen lebende Aal ein kleineres Cerebellum besitzt als der zur Laichwanderung sich anschickende, wie ja der Aal bei seinem Tiefseeleben auch bedeutend vergrößerte Augen bekommt. Ich habe aber wenigstens an abwandernden Aalen aus der Unterelbe, die ich Herrn Lübbert-Hamburg verdanke, eine Kleinhirnzunahme noch nicht konstatieren können.

5) Holm, The finer Anatomy of the nervous system of *Myxine glutinosa*. Morpholog. Jahrb. Bd. XXIV, 1901.

6) Edinger, L., Über das Gehirn von *Myxine glutinosa*. Abh. Kgl. preuß. Akad. d. Wissensch., Berlin 1906, Anhang.

7) O. Hirsch-Tabor, Über das Gehirn von *Proteus anguineus*. Archiv. f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 72, 1908.

8) Schmidt, Joh., Contribution to the Life-history of the Eel *Anguilla vulgaris* Flem.). Conseil permanent pour l'exploration de la mer. Rapports et procès-verbaux vol. V, Kopenhagen 1906.

Die Sichtung eines großen, mir vorliegenden Teleostiergehirn-Materials ergab zunächst viele neue Beispiele für den Parallelismus zwischen Kleinhirngröße und Bewegungsfunktion. Ebenso groß wie bei *Thynnus* ist das Cerebellum bei dessen nahen Verwandten *Pelamys* und *Scomber*, nicht viel kleiner beim fliegenden Fisch (*Exocoetus*), demnächst beim Hering (*Clupea harengus*). Auch *Gadus morrhua*, der Dorsch, hat noch ein recht ansehnliches Kleinhirn. Sehr klein ist es jedoch außer bei den Schollen bei dem sehr trägen *Lophius*, der wohl meist am Meeresgrunde liegt und wartet, bis ihm die Nahrung vor sein riesiges Maul kommt, ferner bei *Scorpaena*, *Agonus*, Seepferdchen und Seenadel u. s. w. Auch fanden sich neue Beispiele für Unterschiede in der Kleinhirngröße bei nahe verwandten Arten. So unterscheidet sich der überaus schwerfällig gebaute *Cyclopterus lumpus* von seiner nächsten Verwandten, der nur viel beweglicheren *Liparis*, oder der glasdurchsichtige, wahrscheinlich mehr oder weniger planktonisch lebende Salmonide *Salanx* aus Japan[9]) von der Forelle, oder der rein planktonische, glasdurchsichtige *Crystallogobius* der Nordsee von *Gobius* durch ein jeweils viel geringeres Cerebellum.

Dass die planktonische Lebensweise, das Schweben, als Ausführung geringer Lokomotionen zu bewerten ist und demgemäß nur ein kleines Cerebellum benötigt, dafür fand sich noch eine ganz besonders interessante Bestätigung in den Fischlarven. Alle diese planktonischen, glasdurchsichtigen, rund 1 cm langen Jugendstadien, die kleinsten aller Wirbeltiere, haben, wie ich an *Trutta*, an einem japanischen *Leptocephalus* und an vielen Typen aus der Nordsee[10]) feststellen konnte, ein verhältnismäßig viel kleineres Cerebellum als die voll entwickelten Stadien. Bei der Larve des wohlbekannten Sandpiers *Ammodytes* wurde sogar, zum bedeutenden Unterschiede vom Vollfisch, statt des Kleinhirns nur ein ganz dünnes, epitheliales und wahrscheinlich noch ganz funktionsloses Blättchen gefunden.

Natürlich führt auch die planktonisch lebende Fischlarve gewisse Lokomotionen aus, aber sicher in geringerem Grade als andere Fische, schon deshalb, weil sie auf den frühesten Stadien noch nicht Nahrung zu erhaschen braucht, sondern sich vom Dottersack aus ernährt; vor allem aber dürfte wichtig sein, dass sie der Statik[11]) nicht in hohem Grade bedarf; es wäre wohl zwecklos, wenn sie im Hin und Her der Wellenbewegungen jeden Stoß, der sie aus der Gleichgewichtslage zu bringen droht, sofort kompen-

9) Aus Doflein's Sammlung.

10) Ich verdanke dieselben der Kgl. Biolog. Anstalt auf Helgoland, der geeignetsten Stätte zum Sammeln von Fischlarven.

11) „Statik" = Fähigkeit zur Erhaltung der Gleichgewichtslage; also hier und im folgenden nicht in dem speziellen Sinne wie bei Luciani gebraucht.

sierte, eben weil sie glasdurchsichtig ist und sich dadurch den Blicken von Verfolgern entzieht, während der Vollfisch, am Rücken dunkel pigmentiert und an den Seiten wie am Bauche spiegelglänzend, nur in der Gleichgewichtslage seinen Verfolgern optisch entschwindet[12]). Diejenigen Fischlarven, die beim Übergang vom 2 cm langen Stadium zum 3 cm langen vorübergehend das stark silberglänzende Kleid der nektonischen Fische bekommt, die Larve von *Pholis* (*Centronotus*), erhält auch auf diesem Stadium ein bedeutend größeres Cerebellum. Der Dottersack der Fischlarven hat schließlich, wie Bethe[13]) hervorhebt, noch die Wirkung, dass er durch seine Schwere auch das gänzlich ruhende, selbst das tote Lärvlein noch in der Gleichgewichtslage erhält, so dass schon aus diesem Grunde die Larve, solange der Dottersack noch nicht resorbiert ist, gar nicht aktiv zu balancieren braucht.

Auch histologisch ist ein Parallelismus zwischen Lokomotion und Kleinhirngröße erkennbar, indem nämlich bei Fischen wie *Scomber*, *Exocoetus* und *Clupea* die Molekularschicht im Verhältnis zur Körnerschicht viel massiver wird, was auf Zunahme der Zelldendriten hindeuten dürfte (zumal wenn man annimmt, dass die Dendriten der „kleinen Körnerzellen" nicht in den kurzen, klauenförmigen Fortsätzen zu erblicken sind, sondern dass diese nur zur Verankerung dienen und erst an der in der Molekularschicht gelegenen T-Verzweigung des langen Fortsatzes der Körnerzelle sich Dendrit und Neurit trennen, so dass dann, da mir die ins Kleinhirn eindringenden Bahnen alle in der Molekularschicht zu endigen scheinen, die weitaus meisten Zellkontakte im Kleinhirn auf die Molekularschicht beschränkt sind. Die Gründe für diese hier nur schnell angedeuteten Ansichten kann ich an dieser Stelle nicht ausführlich anführen).

Wollen wir nun die Funktion des Kleinhirns so scharf angeben, wie es die vergleichende Anatomie gestattet, so wären nach dem Vorstehenden noch zwei Annahmen möglich:

a) Entweder das Kleinhirn dient der Statik, der Erhaltung des Gleichgewichts, einer Funktion, die ja offenbar für die schnelleren Tiere von größerer Bedeutung ist und für sie eine schwierigere Aufgabe darstellt als für die langsameren,

b) oder aber: das Kleinhirn dient der präziseren Regulierung aller — auch der nicht-statischen — Innervationen der willkürlichen Muskulatur, sei es beim Schwimmen überhaupt, sei es beim Ergreifen der Nahrung oder bei sonstigen Bewegungsfunktionen. Das Kleinhirn könnte dann vielleicht als ein Präzisionsorgan des Organismus bezeichnet werden.

Es ist wohl einwandfrei zu sagen, dass letztere Funktion erstere umfasst, dass also die Statik, die genaue Innehaltung der Gleichgewichtslage, ein Teil — wahrscheinlich ein besonders wichtiger — der präzisen Dosierung der motorischen Innervationen überhaupt

12) Franz, V., Die biologische Bedeutung des Silberglanzes in der Fischhaut. Biolog Centralbl., Bd. XXVII, 1907.

13) Bethe, Albr., Notizen über die Erhaltung des Körpergleichgewichts schwimmender Tiere. Festschr. f. R. Hertwig. Bd. III, 1910, Jena, G. Fischer.

ist. Denn sie beruht auf der präzisen Innervierung bestimmter Muskelgruppen. Die Statik kommt also dem Kleinhirn in jedem Falle zu, wofür namentlich die Verhältnisse bei den Fischlarven wohl unumstößliche Beweise liefern. Fraglich bleibt höchstens, ob das Kleinhirn noch mehr leistet als die Erhaltung des Gleichgewichts.

Dies dürfte nun in der Tat der Fall sein. Es gibt nämlich auch Kleinhirne, die bei ihrer Größe in keinem rechten Verhältnis zu den geringen Lokomotionen der Tiere stehen: bei den trägen Rochen, von denen dies schon Fritsch[14]) hervorhob; wahrscheinlich bei manchen Cypriniden, sicher aber bei den Mormyriden, gewissen afrikanischen Süßwasserfischen.

Das von Erdl[15]), Ecker[16]), Marcusen[17]) und Oeffinger[18]) beschriebene und von mir aufs neue untersuchte Mormyridenhirn kann ohne Übertreibung als das merkwürdigste aller Tiergehirne bezeichnet werden, und zwar infolge einer enormen Kleinhirnhypertrophie. In gleichem Maße etwa, wie das Großhirn des Menschen sich gegenüber dem Großhirn der übrigen Säuger als „hypertrophiert" erweist und hierdurch eine im ganzen Bereiche der Wirbeltiere einzig dastehende Ausbildung gewinnt, ist auch das Kleinhirn bei den Mormyriden durch seine exzessive Größenentwickelung und durch strukturelle Neubildungen (eigenartige Furchen auf seiner Oberfläche) zu ganz einzig dastehender Ausbildung gelangt. Die Mormyridenhirne übertreffen infolge dieser Kleinhirnhypertrophie an relativer Größe nicht nur alle Knochenfischgehirne, sondern überhaupt alle Wirbeltiergehirne, nur beim Menschen mit seinem gewaltigen Großhirn und bei einigen Tieren von außerordentlich leichtem Körperbau, wie Vögeln und kleinen Affen, kehren etwa dieselben Proportionen zwischen Gehirn- und Körpergröße wieder. Meine Untersuchung hat gezeigt, dass zwar das ganze Kleinhirn der Mormyriden hypertrophiert ist, aber nicht alle seine Teile in gleichem Maße, sondern hauptsächlich ein Teil, der Lobus lateralis valvulae cerebelli. In diesen Teil aber strahlt bei den Mormyriden wie bei anderen Knochenfischen eine Bahn ein, welche wahrscheinlich (wie auch Herrick[19]) annimmt) Eindrücke eines sensiblen Kopf-

14) Fritsch, G., Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns. Berlin 1878.

15) Erdl, Mormyridenhirn. Münchener gelehrte Anzeigen, Bd. XXIII, 1846, S. 403.

16) Ecker, A., Anatomische Beschreibung des Gehirns vom karpfenartigen Nilhecht, *Mormyrus cyprinoides*. Leipzig 1854.

17) Die Familie der Mormyriden. Mém. Acad. St. Petersbourg 1864.

18) Oeffinger, H., Neue Untersuchungen über den Bau des Gehirns vom Nilhecht. Arch. f. Anat. (u. Physiol.), 1867.

19) Herrick, C. J., The central gustatory paths in the brains of bony fishes. The Journal of Comp. Neurology and Psychology vol. XV, 1905.

hautnerven, des Nervus facialis, ins Cerebellum führt. Das Cerebellum der Mormyriden dürfte also u. a. die Aufgabe haben, die Eindrücke des Nervus facialis — wahrscheinlich Chemorezeptionen — unermeßlich fein miteinander, demnächst auch mit Eindrücken anderer Sinnesnerven zu assoziieren. Diese Funktion aber hat wohl weder mit der Erhaltung des Gleichgewichts, noch mit der Stärke der lokomotorischen Tätigkeit etwas Wesentliches zu tun, und wir haben demnach oben die Funktion des Kleinhirns noch nicht umfassend genug angegeben.

Um die Funktion des Cerebellums bei den Knochenfischen so vollständig wie möglich zu erschließen, wird es gut sein, Schritt für Schritt die Bedeutung der einzelnen Kleinhirnbahnen, die wir bei den Knochenfischen fanden, möglichst zu ergründen.

Ins Kleinhirn führen „afferente" Bahnen aus verschiedenen Sinnesgebieten, und aus dem Kleinhirn führen „efferente" Bahnen zu motorischen Kernen des Tegmentum (Edinger).

An afferenten Bahnen fanden sich

1. zunächst eine direkte: es dringen nämlich Fasern aus dem Nervus lateralis, dem Nerv der Sinnesorgane der Seitenlinie, geradeswegs ins Kleinhirn ein, so dass dieses Organ zum Teil Endkern des genannten Nerven ist (Wallenberg[20]) und ich). („Tractus laterali-cerebellaris".)

Sodann eine Anzahl indirekter Bahnen, Bahnen, die nicht direkt von den peripheren Sinnesorganen, wohl aber indirekt, von den zentralen Endigungen der Sinnesnerven aus, ins Cerebellum ziehen. Solche sind

2. der Tractus tecto-cerebellaris, wie ich ihn nennen muss (früher wurde er für efferent gehalten und unter Namen wie Tractus cerebello-mesencephalicus, cerebello-tectalis u. s. w. beschrieben). Er kommt aus dem Mittelhirn, steht in seiner Stärke in Proportion zur Entwickelung der Augen und signalisiert dem Kleinhirn optische Eindrücke.

3. Eine indirekte, vielleicht zum Teil auch direkte Acusticus- oder Vestibularisbahn, Tractus vestibulo-cerebellaris, meldet dem Kleinhirn zweifellos Eindrücke des statischen Sinnesapparates und ist daher besonders wichtig für die statische Funktion des Kleinhirns, wie er denn auch in seiner Stärke der Stärke der lokomotorischen Tätigkeit parallel geht.

4. Sodann hätten wir einen „Tractus tegmento-cerebellaris" zu nennen: dies ist die schon erwähnte indirekte Facialisbahn, die dem Kleinhirn wahrscheinlich Chemorezeptionen meldet.

---

20) Wallenberg, A., Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleostier und Selachier. Anat. Anzeiger Bd. XXXI, 1907.

5. Schon durch Wallenberg steht fest, dass der früher so genannte Tractus cerebello-diencephalicus zu einem Tractus diencephalo-cerebellaris werden muss. Welche Sinneseindrücke er dem Cerebellum zuführen mag, steht nicht fest. Doch kommen die Eindrücke vom Riechorgan vielleicht am ehesten in Frage.

6. Recht unsicher ist, ob wir einen weiteren Faserzug als Tractus trigemino-cerebellaris deuten dürfen. Bis jetzt spricht nur die Lebensweise der Arten, bei denen er deutlich ist, für seine Beziehung zu dem sensiblen Kopfhautnerven Nervus trigeminus, keine sicheren anatomischen Tatsachen.

7. Ein bei nur wenigen Arten gefundener Faserzug scheint den Namen Tractus vago-cerebellaris zu verdienen, weil er aus dem Vaguskern zum Cerebellum zieht, also wohl Empfindungen der Eingeweidenerven dem Kleinhirn meldet.

8. Endlich haben wir wohl einen Tractus spino-cerebellaris zu vermelden, welcher Eindrücke aus der sensiblen Rückenmarkskernsäule, also wohl im wesentlichen Rezeptionen der Körperhaut, ins Cerebellum führen dürfte.

Über die Bedeutung manches afferenten Faserzuges sind wir ja noch im Ungewissen, aber wenn wir nur damit rechnen, dass alle diese Faserzüge dem Kleinhirn sensible Eindrücke melden müssen und dass eine Anzahl Sinnesqualitäten darunter mit Sicherheit vertreten sind, so ergibt sich, dass das Kleinhirn ein Zentrum für viele Sinnesgebiete ist. Ja es scheint ein Universalzentrum der verschiedensten Gebiete zu sein.

Seine Tätigkeit muss also wohl darin bestehen, Eindrücke aus den verschiedensten Sinnesgebieten vielfältig miteinander zu assoziieren und einzelne oder assoziierte Impulse auf die efferenten Bahnen zu übertragen. Hierbei ist wahrscheinlich jedes efferente Fäserchen einem bestimmten Teil der Peripherie zugeordnet, denn wir finden den vorderen Teil der efferenten Bahnen besonders kräftig bei den Fischen, bei denen auch die vordere Extremität besonders entwickelt ist u. s. w.

Diese Impulse der efferenten Bahnen wirken aber — bekanntlich — nicht direkt auf irgendwelche Effektoren (Muskeln u. s. w.)[21], sondern nur auf motorische Kerne, die auch anderweitige Impulse erhalten und ihrerseits Impulse an die Peripherie abgeben.

Das Kleinhirn der Fische stellt also einen dem übrigen Gehirn aufsitzenden Apparat dar, seine Impulse addieren sich zu den direkteren und modifizieren (dosieren) daher in wahrscheinlich sehr feiner Weise alle die Effekte, die auch ohnedies, dann freilich

21) Wir haben sicher in erster Linie durchaus an die willkürliche Körpermuskulatur zu denken.

in gröberer, plumperer Weise stattfinden könnten. Es beherrscht, beaufsichtigt oder reguliert sie gewissermaßen. Es spricht mit.

Experimentelle Beobachtungen stehen mit dieser Auffassung wohl im Einklange. Steiner[22]) fand, dass Kleinhirnexstirpationen bei Fischen ziemlich symptomlos verlaufen, höchstens schwanken die Tiere bei der Bewegung ganz leicht nach der Seite. Es ergibt sich also tatsächlich wenigstens so viel, dass der Organismus auch ohne das Kleinhirn funktionieren kann; und wenn wir eine verminderte Präzision der effektorischen Impulse nach Kleinhirnabtragung bei Fischen nicht wahrnehmen, so darf uns dies nicht verwundern. Selbst beim Menschen, wo unser Blick für normalen Gang u. dergl. doch viel geübter ist, ist es sehr schwer, die Symptome von Kleinhirnerkrankungen zu erkennen, und dass unsere Beobachtungen an den uns ferner stehenden Tieren, wie z. B. den Fischen, verhältnismäßig noch viel gröber sind, ist fast selbstverständlich und ergibt sich auch aufs neue aus den Mormyriden. Kein Mensch, der diese Tiere lebend gesehen hat, konnte bisher irgend etwas feststellen, was auf ein besonderes Maß von Leistungen des Zentralnervensystems, das doch tatsächlich vorliegen muss, hätte schließen lassen.

Ich glaube daher die Funktion des Kleinhirns bei Fischen in folgende Sätze zusammenfassen zu dürfen:

Das Kleinhirn reguliert effektorische Innervationen nach Maßgabe der verschiedensten Sinnesreize. Diese Tätigkeit tritt in den Vordergrund bei der Erhaltung des Gleichgewichts.

Der erste dieser beiden Sätze drückt das aus, was mit dem Worte „Universalzentrum“ gemeint ist. Das Wort „reguliert“ will hierbei besagen, dass die vom Kleinhirn ausgehenden Impulse — akkumulierende oder auch hemmende — sich zu den unmittelbareren addieren, weil ja das Cerebellum dem übrigen Gehirn „aufsitzt“ oder übergeordnet ist.

Dass das Kleinhirn der Fische in diesem Sinne ein Universalzentrum des Organismus sei, ist, die Tatsächlichkeit der noch nicht voll beweisbaren Afferenz aus allen wesentlichen Sinnesgebieten vorausgesetzt, bis zu gewissem Grade Sache der Auffassung. Denn zweifellos dient jeder Hirnteil, der einem anderen übergeordnet ist, dazu, die von ihm ausgehenden Impulse zu denen der untergeordneten zu addieren. Es besteht dann also zwischen Kleinhirnund anderen Hirnteilen kein prinzipieller, sondern nur ein gradueller Unterschied.

Bisher gilt zwar meist das Mittelhirn der Fische als derjenige Apparat, der die mannigfachsten Beziehungen zu anderen

22) Steiner, J., Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. II. Abteilung: Die Fische. Braunschweig 1888.

Hirnteilen hat. Gewiss ist auch das Mittelhirn der Fische ein bedeutender Assoziationsapparat, und bei Fischen mit kleinem Cerebellum ist es mächtiger als dieses. Aber nach den oben erwähnten Tatsachen ist es ja dem Cerebellum untergeordnet, da wir afferente Kleinhirnbahnen aus dem Mittelhirn haben (Tractus tectocerebellaris, Tractus tegmento-cerebellaris). Vielleicht könnte nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse der Thalamus als ein dem Cerebellum an Universalität gleichartig dastehender Hirnteil bei den Fischen in Betracht kommen[23]). Aber vielleicht sind wir doch berechtigt, diese Aufafssung für das Cerebellum ganz besonders zu betonen, und zwar aus folgenden Erwägungen heraus.

Bei den Säugern gibt es einen Hirnteil, der sicher die Bezeichnung eines Universalzentrums verdient und in ganz ähnlicher Weise funktioniert, wie es hier für das Kleinhirn der Fische abgeleitet wurde: das Pallium, die Großhirnrinde, wofern man von der Lokalisation des Bewusstseins in ihr absieht und sich frei macht von der nur für den Menschen gültigen Auffassung, dass das Großhirn als „Intelligenzorgan" aufgefasst werden und damit vom übrigen Nervensystem seiner Funktion nach abgesondert werden müsse.

Jedenfalls kann man eine andere Funktion als die besagte auch beim Großhirn aus den anatomischen Tatsachen nicht ablesen. Es ist ihm natürlich außer dem Assoziieren der zugeleiteten Eindrücke und dem Übertragen derselben auf motorische Zentren auch das Gedächtnis, die Fähigkeit, Eindrücke zurück zu behalten, eigen; anatomisch gibt es aber hierfür keine Anhaltspunkte, und dieselbe Fähigkeit ist sicherlich auch den Fischen eigen[24]) und wir sind nicht berechtigt, irgend einen Hirnteil der Fische mit Bestimmtheit als einen lediglich reflektorisch (gedächtnislos) arbeitenden Apparat zu betrachten.

Es scheint mir nun kaum zu leugnen, dass zwischen dem Cerebellum der Wasserwirbeltiere und dem Pallium der Landwirbeltiere teilweise eine funktionelle Analogie besteht. Außer den angeführten Gründen und der Größe und dem Reichtum an assoziierenden Zellelementen, der vom Cerebellum bei vielen Wassertieren, vom Pallium bei vielen, aber auch längst nicht allen Landtieren, alle übrigen Ganglien des Zentralnervensystems übertrifft, scheint mir auch folgendes für diese Anschauung zu sprechen. Kappers[25]) hat dargelegt, dass das Pallium sich im Anschluss an

23) Andererseits ist übrigens auch damit zu rechnen, dass vielleicht weder das Mittelhirn noch der Thalamus einen einheitlichen Apparat darstellt, sondern jedes ein Konglomerat von vielen Einzelapparaten, die alle nur partiellere Beziehungen haben.

24) Edinger, L., Haben die Fische ein Gedächtnis? Münch. Allgem Zeitung vom 21. u 23. Oktober 1899.

Franz, V., Über Ortsgedächtnis bei Fischen und seine Bedeutung für die Fischwanderungen. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonk., zurzeit im Druck.

25) Kappers, C. U. A., Die Phylogenese des Rhinencephalons, des Corpus striatum und der Vorderhirnkommissuren. Folia neurobiologica, Bd. I, 1908.

die Riechrinde, also einem besonders wichtigen Sinnesapparat für das Landleben, entwickelt. In ganz entsprechender Weise entwickelt sich das Cerebellum im Anschluss an den Nucleus acusticolateralis, also einen für das Wasserleben besonders wichtigen Sinnesapparat, eine Ansicht, die schon oft betont wurde und der ich mich aus hier nicht darzulegenden embryologischen und histologischen Gründen anschließen muss.

Ich meine also, das Kleinhirn hat sich bei den Fischen über dem Acusticuskern, einem besonders wichtigen Sinnesapparat für das Wasserleben, zu einem hochgradig universellen, herrschenden Zentralorgan entwickelt, in ähnlicher Weise, wie später, beim Übergange zum Landleben, die Entwickelung eines neuen derartigen Zentralorgans, des Palliums (der Großhirnrinde) über dem Riechzentrum notwendig wurde.

Hieraus würden sich folgende phylogenetische Erwägungen ergeben:

Das Kleinhirn ging nach dem Übergang zum Landleben, den zwar wohl kein echter „Fisch“ mehr vollzog, wohl aber die gemeinsamen wasserlebigen Vorfahren aller Wirbeltiere, nicht verloren, sondern wurde beibehalten; bei den Amphibien und Reptilien in stark reduzierter Form, bei den Vögeln aber gewann es an Zellen- und Faserzahl, und bei den Säugern dazu noch an morphologischer Differenzierung. Ihnen blieb vor allem die Bedeutung, die es für die statische Funktion hat. Aber es verlor bei der stärkeren Ausbildung des Großhirns (bei den Landtieren) wahrscheinlich an der Universalität seiner Leistungen, sicher jedoch an seiner herrschenden Stellung im Nervensystem, indem es seinerseits bei den Säugern in Abhängigkeit vom Großhirn, vom „Neuhirn“ geriet. Denn bei den Säugern treten Bahnen aus dem Großhirn ins Kleinhirn, speziell in die Alae cerebelli, die jetzt erst entstehen, auf[26]). —

Nach dieser Auffassung käme dem Kleinhirn in der vergleichenden Anatomie, eventuell auch in der vergleichenden Psychologie, eine viel höhere Bedeutung zu, als ihm bisher zuerkannt wird. So erklärt sich jetzt die bisher recht merkwürdige Tatsache, dass die Teleostier und Ganoiden einen so wichtigen Hirnteil, wie ihn die Großhirnrinde darstellt, bis auf verschwindende Spuren[27]) gänzlich entbehren können. —

---

26) Edinger, Über die Einteilung des Cerebellums. Anat. Anz., Bd. 35, 1910.
Comolli, A., Per une nuova divisione del cerveletto dei manniferi. Archivio di Anat. di Embriol., Vol. IX, Firenze 1910.

27) Unter diesen Spuren ist nicht das rein epitheliale Vorderhirndach der Teleostier zu verstehen, sondern die Riechrinde der Teleostier, denn diese, nicht das Epithel, ist dem Pallium anderer Tiere homolog. Studnicka, Kappers.

Beim Durchdenken der hier dargelegten Anschauungen über die Rolle des Kleinhirns in der vergleichenden Anatomie wird es sich empfehlen, weniger an das Großhirn der Säuger zu denken, sondern an das viel kleinere und einfacher gebaute, wie wir es etwa bei den Vögeln und Reptilien finden. An dem Prinzip der Sache ändert dies nichts.

Auch dann ist zurzeit noch mancher Einwand möglich, denn die dargelegten Anschauungen enthalten noch manches hypothetische Moment. Mindestens aber dürften sie sich als „Rastvorstellungen", um ein von Ratzel geprägtes Wort zu gebrauchen, empfehlen.

Einem prinzipiellen Bedenken sei jedoch noch begegnet, nämlich dem, welches in der Bewusstseinsfrage gefunden werden könnte.

Es könnte ja der Einwand erhoben werden, dass das Bewusstsein im Großhirn des Menschen lokalisiert sei, dass dieser Hirnteil also eine besondere Stellung im Nervensystem einnehme; und wenn man nun weiter folgerte, dass auch bei Tieren das Bewusstsein nur an das morphologische Korrelat des Großhirns gebunden sein könne (so dass auf die Fische nur verschwindend wenig davon entfiele), dann dürfte man nun- und nimmermehr bei irgendeinem Tiere dem Kleinhirn eine ähnliche Wirkungsweise zuschreiben wie dem Großhirn bei Säugern, Vögeln u. s. w.

Nun steht zunächst nicht einmal für den Menschen ganz fest, dass alle bewussten Vorgänge im Großhirn lokalisiert wären. Es wäre möglich, dass z. B. das Übelkeitsgefühl im Vaguskern, das Schwindelgefühl im Kleinhirn seinen „Sitz" hätte. Sodann scheint die häufig gemachte Annahme, dass die bewussten Vorgänge im Tierreiche nach und nach aus unbewussten entstanden und im Großhirn des Menschen zur höchsten Entwickelung gelangt wären, schon mindestens deshalb bedenklich (ganz abgesehen von dem unwahrscheinlichen Anthropozentrischen dieser Vorstellung), weil die alltägliche Erfahrung nur das Gegenteil lehrt: bewusste Vorgänge werden durch häufige Wiederholung zu unbewussten. Mithin scheint mir annehmbarer, das Bewusstsein bleibt denjenigen Hirnteilen, welche am häufigsten Neuleistungen vollbringen — und das sind natürlich die am kompliziertesten gebauten und am stärksten assoziierenden Hirnteile —, während es den übrigen, mehr stereotyp arbeitenden Hirnteilen nach und nach verloren ging.

Von diesem Standpunkte aus erscheint es nicht mehr erstaunlich, dass das Bewusstsein beim Menschen an das Großhirn gebunden auftritt, und gleichzeitig entfällt jede Berechtigung, irgendeinen Hirnteil bei erheblich anders organisierten Tieren das Bewusstsein abzusprechen. Und das ist das Wesentliche, was ich hierüber zu sagen hätte.

Ja nach den obigen Darlegungen über das Kleinhirn würde dieses sogar in erster Linie als Träger bewusster Vorgänge bei den Fischen in Frage kommen — was jedoch für heute durchaus nebensächlich ist.

Bewusstsein und „Intelligenz" sind weder identisch noch aneinander gebunden. Rein physiologisch betrachtet ist Intelligenz nichts anderes als ein besonders hoher Grad von mnemischen und Assoziationsfähigkeiten. Diese könnten bei irgendwelchen Organismen vorhanden sein auch ohne Bewusstsein, und umgekehrt wäre ein sehr hoher Grad von Bewusstsein denkbar auch ohne mnemische und Assoziationsfähigkeiten.

Ich denke nicht daran, die Bewusstseinsfrage hiermit ihrer Lösung wesentlich näher zu führen, denn die Grenze zwischen Bewusstem und Unbewusstem an der Schwelle des Lebens bleibt so nebelhaft wie zuvor; noch will ich auch nur die Bewusstseinsfrage bei Fischen erörtern. Nur streifen mussten wir dieses Problem, einige Möglichkeiten erwähnen, um das Bild, das die Tatsachen geben, abzurunden.

Die Stützen der Bütschli'schen Gel-Theorie.

Von **Raphael Ed. Liesegang.**
(Neurologisches Institut, Frankfurt a. M. Dir. L. Edinger.)

In seinen Untersuchungen „über den Bau quellbarer Körper" (Göttingen 1896) bezeichnete Bütschli „einen äußerst feinen schaumartigen Bau für eine der wesentlichen Eigentümlichkeiten der quellbaren Körper" (p. 1). „D. h. die Substanz der quellbaren Körper ist direkt durchsetzt von äußerst kleinen, in der Regel einen Durchmesser von ca. 1 μ nicht überschreitenden Hohlräumchen, die nach den Gesetzen der Schaumbildung zusammengefügt sind, dementsprechend also durch sehr zarte (ca. $^1/_{10}$ μ dicke) Lamellen der Substanz des quellbaren Körpers voneinander geschieden werden" (p. 36).

Dieser Satz hat sich zum Schlagwort „Bütschli'sche Schaumtheorie" verdichtet. Bütschli selbst ist nicht so weit gegangen wie die meisten Benutzer dieses Wortes. Er hat zwar mit bewusster Einseitigkeit die Bedenken gegen die anderen Theorien betont, so gegen Nägeli's Idee von der festen Lösung, gegen Lehmann's Vergleich mit einem Schwamm u. s. w. Aber Bütschli hat doch auch Brücken zu jenen, auch zu Quincke, zu bauen versucht. Er hält es z. B. von einzelnen quellbaren Körpern für „sehr wahrscheinlich, dass die feinsten Hohlräumchen, welche sie durchsetzen, untereinander großenteils kommunizieren, so dass der Bau dieser Körper ein mehr schwammartiger ist" (p. 38).

Wenn also im folgenden gezeigt wird, dass die alten Beweise aus der Perspektive der heutigen Gel-Physik sich etwas anders ansehen müssen als damals, so richten sich die Worte eigentlich an jene, welche mit dem Schlagwort Bütschli kleiner machen als er ist.

Bütschli geht z. B. aus von einer Gallerte, welche durch Abkühlung einer 10%igen Gelatinelösung entstand. Irgendwelche Struktur ist darin nicht zu erkennen. Wird sie in einen schwachen Alkohol gebracht, so tritt eine weißliche Färbung der Gelatine ein (p. 5). Bütschli nimmt mit Recht an, dass dies optische Verhalten auf eine Inhomogenität hinweise. Von dieser glaubt er nun nicht, dass sie erst durch den Alkohol entstanden, sondern dass sie in der ursprünglichen Gallerte präformiert sei (p. 33).

Dass in der mit Alkohol behandelten Masse Hohlräume seien, d. h. Stellen, die nicht mit Gelatine ausgefüllt sind, wird kaum bestritten werden können. Bezweifelt kann nur werden, ob sie vor der Alkoholbehandlung schon da waren; dass der Alkohol die Struktur also nur deutlich gemacht habe. —

Bütschli ließ Gallertkugeln, die durch Erstarrung von 12- bis 20%iger Gelatinelösung entstanden waren, an der Luft trocknen. Zuerst verkleinern sie ohne Deformation ihr Volum. Der weitere Verlauf ist so, dass „von einem gewissen Zeitpunkt an, d. h. wenn eine oberflächliche Schicht so stark eingetrocknet ist, dass sie der weiteren Zusammenziehung genügenden Widerstand leistet, lufterfüllte Hohlräume im Innern der Kugeln auftreten. Entweder bildet sich auf diese Weise eine ansehnliche große Höhle aus oder gleichzeitig mehrere kleinere und schließlich sinkt die äußere Wand der Kugel über diesen Hohlräumen unregelmäßig dellenartig ein" (p. 4). — Von einer Möglichkeit der Präexistenz dieser großen Hohlräume spricht Bütschli natürlich nicht. Nur dann, wenn die nach anderem Verfahren erzeugten Lufträume außerordentlich klein sind, sollen sie ebenso wie die mit Alkohol gefüllten Hohlräume Präformiertes verdeutlichen.

Man weiß jetzt, dass durch ein sehr rasches Gefrieren eines Gelatinegallertstückes eine emulsionsförmige Verteilung von kleinsten Eisteilchen in der (fast) entwässerten Gelatine entstehen kann. Lässt man dagegen schwachen Frost lange wirken, so bilden sich nicht so viele Kristallisationskeime, sondern wenige, und diese wachsen zu größeren Kristallen an, welche die Gelatine zur Seite drängen (Molisch). Nur die Schwierigkeit des Wasserdurchtritts durch die trocknen Gelatinehüllen hindert, dass die erstere, fast eutektische Form bald in die zweite übergeht. Die Eisverteilung entspricht nun hier vollkommen der Verteilung des Alkohols oder der Luft bei den Präparaten Bütschli's. Man würde mit nicht ge-

ringerem Recht die größeren gelatinefreien Stellen als präformiert bezeichnen können, wie es Bütschli bezüglich der kleinen tut.

Wird einem Stück Gallerte, das durch Erstarren einer 5%igen Gelatinelösung entstand, das Wasser entzogen, so verschwindet $^{19}/_{20}$ seiner bisherigen Masse. Äußerlich wird aber das Stück fast nie entsprechend kleiner. Der von Bütschli studierte, an der Luft trocknende Würfel kam dem Erwarteten noch am nächsten: Zwar blieben die zuerst trocknenden Kanten fast in halber ursprünglicher Ausdehnung bestehen, aber es fiel wenigstens jede Würfelfläche (in Form einer vierseitigen Pyramide stark ein (p. 3). Bei der schon beschriebenen Kugel trat dagegen die Schrumpfung in makroskopisch sichtbarer Form großenteils im Innern ein.

Eine solche durch behindertes Einfallen des Ganzen bedingte Innenschrumpfung kann auch jene mikroskopischen und ultramikroskopischen Räume erklären, welche in der Bütschli'schen Theorie eine solche Rolle spielen. Dass sie in einer getrockneten Masse vorhanden sein können, soll deshalb nicht angezweifelt werden.

Hierdurch erklärt sich das, was Bütschli als weiteren Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Richtigkeit seiner Erklärung (p. 33) anführt: dass trockene Gelatine beim Aufquellen in Wasser deutlich, wenn auch schwach weißlich trübe wird. (Es sei hinzugefügt, dass hierauf wohl gewisse Unterschiede von zwei Gallertschichten zurückzuführen sind, von denen die eine durch Erstarren einer Gelatinelösung entstand, während die andere hiernach erst getrocknet und dann wieder angefeuchtet wurde). — Ein Beweis für die Existenz der gelatinefreien Hohlräume in der ursprünglichen Gallerte ist also hierdurch ebenfalls nicht erbracht.

Wie der Gefrierversuch zeigte, ist es für die Bildung von gelatinefreien Hohlräumen durchaus nicht nötig, dass das Wasser aus der ganzen Masse heraustrete. — Das Wasser blieb auch dann darinnen, wenn Bütschli eine Gallerte mit Chromalaunlösung behandelte (p. 23). Die Gelatine ist hier wasserärmer geworden, ein Teil des Wassers liegt in Hohlräumen und lässt sich deshalb ebenso abpressen wie aus einem Stück, das gefroren und eben wieder aufgetaut war. — Dass ein solches Getrenntsein von Wasser und Gelatine aber schon vor der Chromalaunbehandlung dagewesen sei, ist nicht bewiesen.

Wahrscheinlich ist aber, dass Agargallerte einen ähnlichen Aufbau habe wie die mit Chromalaun gegerbte Gelatinegallerte.

Bisher wurde nur von Hohlräumen im allgemeinen gesprochen. Die Frage wurde nicht darauf zugespitzt, ob diese allseitig geschlossen seien, wie Bütschli es vermutet, oder ob sie mehr oder weniger kommunizieren.

Die an sich so wertvollen Einzelbeobachtungen Bütschli's werfen auch hierauf Licht: Eine mit Alkohol behandelte Gallerte, welche in einem Fall zusammengesetzt war aus 17,5% Gelatine und 82,5% Alkohol (p. 10), verlor ihren Alkohol an der Luft. Aus einer getrockneten Emulsion von Öl in Gelatine trat ein Teil des Öls aus (p. 14). Alkohol und Öl sind in Gelatine nicht diffusibel. Es sind deshalb offene Bahnen wahrscheinlicher. Für eine Kommunikation der Hohlräume spricht auch die Auspressbarkeit des Wassers aus Agargallerte und aus einer der Chromgerbung unterworfenen Gelatinegallerte. — Der Einwand, dass die Pressung anormale Verhältnisse schaffen könne, indem sie die Waben sprenge, ist damit zu entkräftigen, dass die Masse doch auch nach dieser Deformation in allen Teilen noch ein Gel und quellbar ist.

Auch bei der Ultrafiltration kolloider Lösungen sind nach Bechhold durchlaufende Poren in den betreffenden Gelatinemembranen anzunehmen. (Dieselben brauchen allerdings nach der Quellung ebensowenig dauernd offen zu sein wie jene minimalen Spalten, durch welche z. B. die in einer Gelatinegallerte entwickelte Kohlensäure entweicht.)

Poren und geschlossene Hohlräume brauchen sich durchaus nicht gegenseitig auszuschließen. Aber der Beweis für die Existenz der letzteren in einer durch Erstarren einer Gelatinelösung entstandenen Gallerte ist noch nicht erbracht.

In mancher organisierten Materie findet man allerdings die Bütschli'sche Struktur, auch in jenem Größengebiet, mit dem er operiert. Aber es scheint, dass man hier doch mehr als es bisher geschah, den Blick auf den Inhalt als auf die Hülle richten müsse. Wenn sich z. B. ein Fett tröpfchenförmig abscheidet, so ist das andere Material wabenförmig darum gelagert. Leider achtet aber vorläufig der Histologe im allgemeinen noch zu sehr auf das, was sich zufällig gefärbt hat; also event. auf die Hüllen statt auf den Inhalt. — Übrigens darf man auch deshalb keine Rückschlüsse aus organisierter Materie auf eine reine Gelatinegallerte machen, weil erstere in chemischer Beziehung nicht so einheitlich zusammengesetzt ist. —

Ob sich die Bütschli'sche Theorie auf eine sehr viel geringere Größenordnung übertragen lässt, wie es kürzlich Procter (Kolloidchem. Beihefte II, p. 243) mit einem Heruntergehen auf molekulare Dimensionen versucht hat, das ist eine andere Frage. Dafür können aber die von Bütschli angeführten Beobachtungen noch viel weniger beweiskräftig sein als für das, was er selber glaubt.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. 1. August 1911. № 15.

Inhalt: **Monteverde und Lubimenko**, Untersuchungen über die Chlorophyllbildung bei den Pflanzen. — **v. Liebermann**, Beiträge zur Physiologie der Lebensvorgänge. — **Erhard**, Glykogen in Nervenzellen. — **v. Prowazek**, Pathologie und Artbildung.

Untersuchungen über die Chlorophyllbildung bei den Pflanzen.

Von N. Monteverde und W. Lubimenko.

In einer im Jahre 1909 von uns veröffentlichten Arbeit über das grüne Pigment der inneren Samenhülle einiger Cucurbitaceen[1]) sprachen wir den Gedanken aus, dass der Entstehung des Chlorophylls in den Plastiden grüner Pflanzen die Bildung eines besonderen Zwischenpigments vorangeht, welches von uns vorläufig Chlorophyllogen benannt wurde. Fast gleichzeitig mit unserer Abhandlung erschien eine Arbeit Liro's[2]), welcher das Vorhandensein dieses Zwischenstadiums im Chlorophyllbildungsprozess in Abrede stellt. Dieser scharfe Widerspruch veranlasst uns nun, diejenigen neuen Ergebnisse zu veröffentlichen, die wir in bezug auf die behandelte Frage erhalten haben. Wir wollen eine detaillierte Übersicht der wichtigen Arbeit von Liro, welche die Frage über die Chlorophyllbildung hauptsächlich vom Standpunkt der notwendigen äußeren Bedingungen behandelt, etwas später in einer besonderen Abhandlung geben; vorläufig ist für uns von größter Wichtigkeit,

1) N. Monteverde und W. Lubimenko. Über den grünen Farbstoff der inneren Samenhülle einiger Cucurbitaceen und dessen Beziehung zum Chlorophyll (Bulletin du Jardin Impérial botanique de St. Pétersbourg, t. IX, livr. 2 et 3, 1909).

2) J. Ivar Liro. Über die photochemische Chlorophyllbildung bei den Phanerogamen (Annales Acad. Scient. Fennicae, Ser. A, t. I, 1908).

denjenigen Punkt aufzuklären, bei welchem unsere Beobachtungen von denen Liro's abweichen. In jedem Falle müssen wir dem Autor den Umstand als Verdienst zusprechen, dass er bestrebt war, den Ergrünungsprozess von dem der Chlorophyllbildung deutlich abzugrenzen. In der botanischen Literatur findet man sehr oft Verwechslungen der Begriffe „Ergrünung" und „Chlorophyllbildung", obgleich Monteverde und Issatschenko noch vor Liro auf ihren wesentlichen Unterschied hingewiesen haben[3]).

Unter dem Begriff „Ergrünung" muss man die Anhäufung von Chlorophyll in den Plastiden eines Pflanzenorgans verstehen; dagegen bezeichnet man mit dem Begriff „Chlorophyllbildung" die Entstehung dieses Pigments aus dem primären farblosen Stoffe. Die Ergrünung ist ein quantitativer Vorgang; gleichzeitig stellt sie eine physiologische Funktion des Organismus dar, in welche die Chlorophyllbildung als ein Stadium des Gesamtvorgangs hineingehört. Die Chlorophyllbildung jedoch an und für sich bildet nur eine Reihe chemischer Umwandlungen eines Stoffes in einen anderen und setzt die Anwesenheit eines primären Stoffes voraus; folglich bildet sie die qualitative chemische Seite im Prozess der Ergrünung. Hieraus folgt, dass der Ergrünungsvorgang die Anwesenheit auch solcher äußerer oder innerer Bedingungen erfordern kann, die keine direkten Beziehungen zu den chemischen Reaktionen der eigentlichen Chlorophyllbildung haben.

Es ist klar, dass die für die Chlorophyllbildung notwendigen Bedingungen gleichzeitig auch für die Ergrünung erforderlich sind. Man darf aber hieraus keineswegs einen umgekehrten Schluss ziehen, denn tatsächlich beobachten wir in der Natur Fälle, wo die Bedingungen der Chlorophyllbildung erfüllt sind und die Pflanze eine geringe Menge dieses Pigments bildet, aber eine Ergrünung nicht stattfindet. Die Verwechslung der Begriffe „Ergrünung" und „Chlorophyllbildung" war besonders beim Studium der für diese Vorgänge notwendigen Bedingungen ein Grund für manche unrichtige Schlüsse. In der Arbeit Liro's findet man im experimentellen Teil viele Tatsachen, welche beweisen, dass eine ganze Reihe äußerer Bedingungen, die früher zur Chlorophyllbildung für notwendig gehalten wurden, in Wirklichkeit nur für die Ergrünung nötig sind.

Der genannte Gelehrte versucht zu beweisen, dass die Chlorophyllbildung ein rein photochemischer Prozess sei, der aus einer Umwandlung des farblosen Stoffes — Leukophyll — unter der Einwirkung des Lichts in einen grünen — das Chlorophyll — besteht. Besonders beweisend erscheinen die Versuche mit getrockneten

3) N. Monteverde. Das Protochlorophyll und Chlorophyll (Bull. du Jard. Imp. bot. de St. Pétersbourg, t II, p. 2, 1902). B. Issatschenko. Sur les conditions de la formation de la chlorophylle (Bull. du Jard. Imp. bot. de St. Pétersbourg, t. VII, p. 61, 1907).

etiolierten Pflanzen, welche deutlich zeigen, dass die Chlorophyllbildung ebenso leicht im toten Gewebe der Pflanze, wie in dem lebenden vor sich geht. Wie schon früher bemerkt wurde, ist für uns besonders wichtig, dass Liro die Existenz eines Zwischenstadiums der Chlorophyllbildung in Abrede stellt, und zwar die Bildung jenes Übergangspigments, das aus dem farblosen Stoff im Dunkeln entsteht, am Licht aber in Chlorophyll umgewandelt wird.

Etwas später erschien eine Arbeit von Issatschenko[4]) über die Bedingungen der Chlorophyllbildung. Die Resultate dieser Arbeit bestätigen im experimentellen Teil die Beobachtungen von Liro; im theoretischen Teil lässt jedoch Issatschenko die Frage über die verschiedenen Stadien der Chlorophyllbildung vorläufig noch offen.

Bekanntlich bildet sich bei Pflanzen, die unfähig sind, im Dunkeln zu ergrünen, bei ihrer Kultur in Abwesenheit des Lichts, in den Plastiden gleichzeitig mit den gelben Farbstoffen noch ein besonderes Pigment, welches bei der Behandlung mit Alkohol den von Monteverde als Protochlorophyll benannten Körper gibt. Das Protochlorophyll ist nach Liro's Meinung das Umwandlungsprodukt eines farblosen Chromogens „Leukophyll"; die Umwandlung selbst geschieht nur beim Absterben des Pflanzengewebes. Auf diese Weise befindet sich nach der Meinung des oben genannten Gelehrten in den lebenden Plastiden etiolierter Pflanzen nur das farblose Leukophyll, welches unter Belichtung in Chlorophyll übergeht; beim Absterben der lebenden Zellen aber wird dieses Chromogen unter Einwirkung chemischer oder physikalischer Agenzien entweder völlig zerstört oder es verwandelt sich in ein besonderes, dauerhaftes grünes Pigment — das Protochlorophyll.

Liro stützt seine Schlussfolgerung auf eine Reihe Tatsachen, welche auf den ersten Blick unbestreitbar scheinen. So findet z. B., wenn etiolierte Keimlinge durch Eintauchen in kochendes Wasser im Dunkeln getötet werden, bei nachfolgender Belichtung keine Chlorophyllbildung statt. In alkoholischen Auszügen, die (gleichgültig ob im Dunkeln oder bei Licht) aus solchen getöteten Keimlingen bereitet werden, kann man nur die Anwesenheit von Protochlorophyll feststellen. Dass das Protochlorophyll sich tatsächlich beim Absterben des lebenden Gewebes bildet, davon kann man sich durch direkte spektroskopische Beobachtung der mit kochendem Wasser getöteten etiolierten Keimlinge überzeugen. Diese Beobachtung wurde zum erstenmal von Monteverde[5]) gemacht und später von Liro bestätigt. Letzterer beobachtete außerdem das

4) B. Issatschenko. Sur les conditions de la formation de la chlorophylle (Bull. du Jard. Imp. bot. de St. Pétersbourg, t. IX, p. 107, 1909).

5) N. Monteverde. Über das Absorptionsspektrum des Protochlorophylls (Bull. du Jard. Imp. de St. Pétersbourg, t. VII, p. 54 et 58, 1907).

Spektrum des Protochlorophylls auch in lebenden etiolierten Kotyledonen einiger Pflanzen, und zwar in denjenigen ihrer Teile, wo das Gewebe einem natürlichen Absterben unterworfen war.

Jedoch findet nicht immer bei jedem Absterben des lebenden Gewebes eine Protochlorophyllbildung statt. So kann man z. B., wenn man etiolierte Keimlinge im Exsikkator über Schwefelsäure bei gewöhnlicher Temperatur im Dunkeln trocknet und sie alsdann belichtet, im alkoholischen Auszuge solcher Keimlinge die Anwesenheit von Chlorophyll feststellen. Dasselbe Resultat erhält man beim Abtöten der etiolierten Keimlinge durch Gefrieren. Es muss bemerkt werden, dass man auch bei solchen Abtötungsmethoden des lebenden Gewebes eine teilweise Protochlorophyllbildung nicht vermeiden kann. Die Keimlinge, welche durch Trocknen oder Gefrieren getötet sind, lassen nach der Belichtung neben dem Chlorophyll auch Protochlorophyll erkennen, wobei die Menge des letzteren innerhalb weiter Grenzen, offenbar im Zusammenhange mit einigen spezifischen Bedingungen des Absterbens, schwanken kann.

Auf Grund dieser unbestreitbaren Tatsachen muss natürlich der logische Schluss gezogen werden, dass das farblose Chromogen (Leukophyll) zweierlei Umwandlungen erleiden muss: einerseits gibt es Chlorophyll, wenn das Gewebe lebendig bleibt oder unter besonderen Umständen (Trocknen oder Gefrieren) dem Absterben ausgesetzt wird; andererseits kann es Protochlorophyll bilden, wenn diese besonderen Bedingungen beim Absterben des Gewebes nicht erfüllt wurden. Es ist am einfachsten, zur Erklärung dieser Erscheinung anzunehmen, dass die Umwandlung des Leukophylls in Protochlorophyll unter der Wirkung einiger Stoffe des Zellsaftes stattfindet. Das Vertrocknen oder Gefrieren schützt, indem es das Protoplasma tötet, wahrscheinlich zu gleicher Zeit das Leukophyll vor der Wirkung dieser Stoffe. Höchst interessant ist hierbei der Umstand, dass man selbst bei vertrockneten etiolierten Keimlingen die Umwandlung des Leukophylls in Protochlorophyll leicht hervorrufen kann; nach den Beobachtungen von Liro genügt hierzu eine Anfeuchtung der Keimlinge mit Wasser. Bei nachfolgender Belichtung eines solchen Materials in trockenem oder feuchtem Zustande entsteht kein Chlorophyll; dagegen zeigen die Keimlinge nur die Anwesenheit des Protochlorophylls, wie man dies gewöhnlich beim Abtöten lebender Keimlinge mit kochendem Wasser beobachtet. Wir hatten Gelegenheit, diese Beobachtung zu prüfen und uns von ihrer Richtigkeit zu überzeugen. Außerdem kann, wie Issatschenko zeigte, die Protochlorophyllbildung in getrockneten etiolierten Keimlingen nicht nur durch Eintauchen in Wasser leicht hervorgerufen werden, sondern auch, wenn sie in feuchte Luft gebracht werden. Wir wiederholten diese Versuche und kamen zu einem gleichen Resultat.

Hierdurch wird verständlich, dass man auf Grund dieser Resultate und wie das auch Liro tat, den Schluss ziehen kann, dass die Beimischung des Protochlorophylls zum Chlorophyll von der Methode des Austrocknens abhängt, um so mehr, weil diese Beimischung quantitativ innerhalb weiter Grenzen schwanken kann. Je vollständiger das Austrocknen, desto geringer die Beimischung von Protochlorophyll. Bei den Versuchen von Liro und Issatschenko bestand die Beimischung von Protochlorophyll gewöhnlich ca. 50%. Übrigens gelang es Liro, diese Beimischung zu vermindern; daher sprach er den Gedanken aus, dass es vielleicht gelingen würde, ein passendes Objekt zu finden, bei dessen Austrocknen sich das Leukophyll unversehrt erhält und eine Beimischung von Protochlorophyll vermieden werden könnte.

Wir wiederholten die Versuche Liro's und Issatschenko's mit getrockneten etiolierten Weizenkeimlingen und können die Richtigkeit ihrer Beobachtungen bestätigen. Dennoch darf man den Umstand nicht übersehen, dass mit der Behauptung Liro's hinsichtlich der Reihenfolge der Umwandlung des primären farblosen Stoffes, der je nach den Bedingungen entweder Protochlorophyll oder Chlorophyll erzeugt, eine unbewiesene Annahme vorliegt. Ohne Zweifel bildet sich das grüne Pigment aus dem primären farblosen Stoff, welchen wir vorläufig einfach Chromogen nennen werden. In unserer oben zitierten Abhandlung wiesen wir darauf hin, dass das Chlorophyll nicht unmittelbar aus dem farblosen Chromogen entsteht; letzteres macht ein Stadium der Zwischenumwandlung in ein besonderes Pigment durch, aus welchem sich darauf Chlorophyll bildet. Indem Liro behauptet, dass sich das Chlorophyll unmittelbar aus farblosem Chromogen bildet, gibt er keine faktischen Beweise zur Bestätigung seiner Behauptung. In der Tat muss man, um zu beweisen, dass das Chlorophyll unmittelbar unter Einwirkung des Lichts aus dem farblosen Stoff entsteht, sich vorher von der Abwesenheit anderer Farbstoffe, mit Ausnahme der gelben, in den Plastiden etiolierter Pflanzen überzeugen. Jedoch finden wir in der Arbeit des genannten Gelehrten keinerlei direkte Beobachtungen, welche diesen Punkt betreffen. Darum bleibt die Frage in Wirklichkeit noch offen, ob Protochlorophyll und Chlorophyll direkt aus dem farblosen Stoff entstehen oder diese beiden Pigmente sich aus einem dritten bilden.

Nach diesen kurzen kritischen Bemerkungen wenden wir uns unseren Beobachtungen zu, die jenes zwischenliegende der Chlorophyllbildung vorangehende Umwandlungsstadium des farblosen Chromogens betreffen.

Wie wir oben sahen, wird die Eigenschaft, Chlorophyll zu bilden, beim Abtöten etiolierter Pflanzen durch Trocknen bei gewöhnlicher Temperatur keineswegs vernichtet. Trotzdem erhält

man, in Abhängigkeit von den Bedingungen des Trocknens, gleichzeitig mit dem Chlorophyll eine größere oder kleinere Beimengung von Protochlorophyll. Wir stellten uns daher die Aufgabe, solch ausgetrocknetes Material herzustellen, in dem eine Beimengung von Protochlorophyll nicht vorhanden wäre. Wir wählten zu den Versuchen etiolierte Weizenkeimlinge und trockneten sie im Exsikkator über Schwefelsäure; um das Austrocknen zu beschleunigen, wurde ein schwacher Strom von Luft, die vorher sorgfältig in besonderen mit Schwefelsäure gefüllten Flaschen getrocknet war, durch den Exsikkator getrieben. Durch ein solches Trockenverfahren gelang es uns, ein Material zu gewinnen, welches bei Belichtung bloß Chlorophyll ergab, und nur bei der Untersuchung einer sehr dicken Schicht alkoholischer Auszüge konnte man auch Spuren von Protochlorophyll entdecken.

Nachdem dieses Material längere oder kürzere Zeit belichtet wurde, bemerkten wir, dass sich das quantitative Verhältnis des Chlorophylls zum Protochlorophyll veränderte. Dies gab uns Veranlassung, einen Versuch der quantitativen Analyse beider Pigmente nach der spektrokolorimetrischen Methode zu machen.

Beim Vergleich benutzten wir als Einheit eine Mischung von Chlorophyll- und Protochlorophyllösungen, in welcher bei der Beobachtung im Spektroskop die Intensität des ersten Chlorophyllbandes derjenigen des ersten Protochlorophyllbandes gleich war. Zur Zusammenstellung dieser Mischung nahmen wir einen alkoholischen Chlorophyllauszug aus grünen Weizenkeimlingen und den alkoholischen Auszug der nur Protochlorophyll enthaltenden Samenhülle von Luffa.

Die Untersuchung wurde folgendermaßen ausgeführt. Die im Dunkeln getrockneten etiolierten Keimlinge wurden mit der Schere in kleine Stücke zerschnitten, dann wurden mit Hilfe eines kleinen Glasgefäßes einige gleiche Portionen der zerkleinerten Keimlinge abgemessen. Diese Portionen wurden in Gläschen mit zugeschliffenen Pfropfen eingeschlossen und nachher in diffuses Licht gestellt. Nach Beendigung des Versuches wurden die Keimlinge jeder Portion mit 95° Alkohol bis zum vollständigen Auszug aller Pigmente behandelt. Das Volumen der auf diese Weise erhaltenen Auszüge wurde durch Hinzufügung von Alkohol ausgeglichen. Dann wurde die Intensität des Chlorophyll- und Protochlorophyllbandes mit derjenigen der Pigmentbänder unserer künstlich zusammengestellten Mischung verglichen und für jedes Pigment die Dicke der Schicht des Auszuges festgestellt, bei der die Intensität des Bandes eines der Pigmente gleich war. Wir benutzten zu dieser Arbeit den üblichen Typus der Mikrospektroskope, indem wir die zum Vergleich dienende Lösung vor dem seitlichen Prisma, den zu prüfenden Auszug jedoch unmittelbar dem Mikrospektroskopspalt gegenüber unterbrachten.

Führen wir nun einige Zahlen solcher Analysen an.

Versuch Nr. 1.

Es wurden vier Portionen zerkleinerter trockener Keimlinge, jede zu 2 ccm genommen. Die Belichtung dauerte:

für	die	I.	Portion	1	Sekunde
„	„	II.	„	5	„
„	„	III.	„	30	„
„	„	IV.	„	60	„

Nach dem Ausziehen der Pigmente wurde das Volumen der Auszüge auf je 20 ccm gebracht. Die Untersuchung zeigte, dass bei einer Schichtdicke von 38 cm in der I. Portion kein Chlorophyllband sichtbar war, bei der II. nur Spuren davon bemerkt wurden, während das Protochlorophyllband in beiden Portionen scharf hervortrat. In der III. Portion war die Intensität des ersten Chlorophyllbandes, bei einer Schichtdicke des Auszuges von 38 cm, dieselbe, wie die des Bandes der als Einheit angenommenen Mischung. Das Protochlorophyllband war jedoch bedeutend intensiver als das entsprechende Band der als Einheit angenommenen Lösung. Um die Intensität dieser letzteren Bänder gleichzustellen, musste die Schichtdicke der Auszüge bis auf 10 cm vermindert werden. Da die Schichtdicke der gemischten Lösung = 0,4 cm war, so ist die Konzentration des Chlorophylls im Auszuge der III. Portion = $^{0,4}/_{38}$, und die Konzentration des Protochlorophylls = $^{0,4}/_{10}$. Bei der Annahme, dass die Mengen des Chlorophylls und Protochlorophylls in der als Einheit angenommenen Lösung gleich wären, würde das Verhältnis zwischen den Chlorophyll- und Protochlorophyllmengen in der III. Portion = 1 : 3,8 sein. Folglich übertrifft die Protochlorophyllmenge bei einer Belichtung von 30 Sekunden die Menge des gebildeten Chlorophylls ganz bedeutend. — Die Analyse der IV. Portion gab folgende Schichtendicken der Auszüge: für Chlorophyll = 26,5 cm und für Protochlorophyll = 12,5 cm. Hieraus folgt ein Verhältnis des Chlorophylls zum Protochlorophyll wie 12,5 : 26,5 = 1 : 2,1.

Diese Zahlen zeigen deutlich, dass bei Verlängerung der Belichtungsdauer neben der Vergrößerung der Chlorophyllmenge eine Abnahme der Protochlorophyllmenge stattfindet. Im eben beschriebenen Versuch übertrifft die Protochlorophyllmenge diejenige des Chlorophylls bedeutend.

Führen wir nun die Resultate des Versuches bei länger andauernder Belichtung an.

Versuch Nr. 2.

Es wurden fünf Portionen zu je 4 ccm derselben zerkleinerten Keimlinge, wie beim vorigen Versuch, genommen. Die Belichtung war stärker als bei Versuch Nr. 1 und dauerte:

für die	I.	Portion	1	Minute
„ „	II.	„	2	„
„ „	III.	„	4	„
„ „	IV.	„	8	„
„ „	V.	„	12	„

Das Volumen jedes Auszuges wurde nun auf 20 ccm gebracht. Die Analyse gab folgende Schichtendicken:

	I. Portion	II. Portion	III. Portion	IV. Portion	V. Portion
für Chlorophyll	18,50	11,25	10,40	9,80	9,25
„ Protochlorophyll	24,75	28,50	30,75	33,00	35,00

Hieraus folgt das Verhältnis des Chlorophylls zum Protochlorophyll:

I.	II.	III.	IV.	V.
1,33	2,53	2,95	3,36	3,67

Diese Zahlen zeigen, dass bei Verlängerung der Belichtungsdauer die Chlorophyllmenge regelmäßig zunimmt, während die Protochlorophyllmenge allmählich abnimmt. Selbstverständlich können diese Bestimmungen nicht auf große Genauigkeit Anspruch machen, weil sich beim Abmessen der zerkleinerten Keimlinge einige Unterschiede in der Menge ergeben können. Trotzdem erhält man sogar bei einer solchen Messungsmethode einzelner Portionen eine Reihe von Zahlen, die die quantitative Seite dieser Erscheinung genügend deutlich charakterisieren. Indem wir eine von der Belichtungsdauer abhängige genauere quantitative Analyse der Chlorophyllanhäufung der Zukunft überlassen, können wir schon jetzt mit genügender Sicherheit behaupten, dass sogar bei dem vollkommensten Verfahren des Trocknens etiolierter Pflanzen die Protochlorophyllbeimischung keine beständige, sondern eine von der Stärke und Intensität des Lichts abhängige, sich verändernde Größe sein wird. Auf diese Weise kommen wir, im Gegensatz zur Meinung Liro's, zu dem Schluss, dass die Protochlorophyllbildung in trockenen etiolierten Keimlingen nicht nur von einigen nicht näher bekannten Bedingungen abhängt, sondern auch von der unmittelbaren Wirkung des Alkohols. Um die eben beschriebene quantitative Veränderung des Gehalts an diesem Pigment bei getrockneten Keimlingen zu erklären, müssen wir uns vorstellen, dass der beim Belichten Chlorophyll gebende primäre Stoff durch die Wirkung des Alkohols sich in Protochlorophyll umwandelt; folglich wird, wenn wir im Dunkeln getrocknete Keimlinge mit Alkohol behandeln, der ganze Vorrat an primärem Stoff in Protochlorophyll übergehen. Wenn wir jedoch solche Keimlinge vorher belichten, so wird ein Teil dieses Vorrats in Abhängigkeit von Stärke und Dauer der Belichtung in Chlorophyll umgewandelt werden und nur sein Rest als Protochlorophyll im Alkohol zu finden sein. Bei einem denkbar

vollkommensten Trockenverfahren etiolierter Pflanzen könnte man es dazu bringen, dass der ganze Vorrat an primärem Stoff durch die Lichtwirkung in Chlorophyll umgewandelt würde. In solchem Falle wird, bei einer Behandlung des getrockneten Materials mit Alkohol nach dem Belichten, das Protochlorophyll vollständig fehlen. Es genügt jedoch dasselbe Material bis zur Belichtung im Dunkeln mit Alkohol zu behandeln, um wiederum einen bedeutenden Vorrat an Protochlorophyll zu finden. Wie bereits früher bemerkt wurde, gelingt es beim üblichen Trocknen etiolierter Keimlinge in gewöhnlicher Temperatur in den meisten Fällen nicht, den primären Stoff vor der partiellen Umwandlung in Protochlorophyll zu bewahren. Der Zellsaft enthält augenscheinlich Stoffe, welche auf diesen primären Körper genau so reagieren wie Alkohol, indem sie ihn in Protochlorophyll umwandeln. Davon, dass bei einem unvollkommenen Trockenverfahren etiolierter Pflanzen wirklich eine Protochlorophyllbildung stattfindet, kann man sich durch eine einfache spektroskopische Beobachtung des Absorptionsspektrums des getrockneten Materials leicht überzeugen. Die Beobachtung lässt genau dieselben Absorptionsbänder des Protochlorophylls erkennen, die man auch im alkoholischen Auszug aus demselben Material sehen kann.

Somit enthalten etiolierte Pflanzen in ihren Plastiden neben den gelben Pigmenten noch eine unbedeutende Menge eines besonderen Stoffes, welcher eine zweifache Veränderung erleiden kann. Bei Einwirkung des Lichts verwandelt er sich in Chlorophyll und bei der Wirkung nicht näher bekannter chemischer Agenzien des Zellsaftes, sowie auch solcher Lösungsmittel wie Alkohol, Chloroform, Schwefeläther u. a. m., geht er in ein besonderes grünes Pigment — das Protochlorophyll — über. Unsere zahlreichen Versuche, eine Lösung des Chlorophyll liefernden primären Stoffes zu erhalten, hatten bisher noch keinen Erfolg. Bei der Behandlung etiolierter Pflanzen mit den verschiedensten Lösungsmitteln, wie Äthylalkohol, Methylalkohol, Schwefeläther, Petroläther, flüssiges Vaselin, flüssiges Paraffin, Benzol, Toluol, Xylol, Anilin, Terpentin, Chloroform, desgl. mit verschiedenen pflanzlichen Ölen, kann man in allen Fällen in den Auszügen das gewöhnliche Protochlorophyllspektrum und dazu zwei für die einzelnen Lösungsmittel charakteristischen Ergänzungsbänder beobachten[6]).

Auf diese Weise blieb nur ein Ausweg zur Lösung der Frage nach, ob dieser Stoff ein farbloses Chromogen sei, oder ob er ein besonderes Pigment vorstelle, und nämlich die unmittelbare spektroskopische Untersuchung der Absorptionsspektra bei lebenden etiolierten Pflanzen. Freilich stellt dieser Weg große Schwierigkeiten

6) N. Monteverde. Über das Absorptionsspektrum des Protochlorophylls (Bull. du Jard. Imp. bot. de St. Pétersbourg, 1907, t. VII, p. 55).

dar, weil sich die Chlorophyllbildung in lebenden etiolierten Pflanzen mit großer Geschwindigkeit vollzieht. Der Erfolg der Beobachtung stützt sich in solchem Falle einzig auf die Erwägung, dass die Chlorophyllbildung bei der Untersuchung einer dicken Schicht etiolierter Keimlinge immerhin langsamer vor sich geht, als wir sie mit unseren Augen wahrnehmen. Hieraus entstand die Notwendigkeit, eine solche Vorrichtung herzustellen, mit deren Hilfe es möglich sein würde, das Absorptionsspektrum im allerersten Belichtungsmoment des Präparats aus lebenden Pflanzen zu beobachten. Zu diesem Zwecke stellten wir einen kleinen Apparat her, welcher es uns ermöglichte, das aus lebenden Pflanzen bestehende Präparat vorläufig bis zum Beobachtungsmoment in völliger Finsternis aufzubewahren; die Beobachtung selbst begann zugleich mit dem Belichten des Präparats. Als Versuchsobjekt dienten uns etiolierte Weizenkeimlinge, die in absoluter Dunkelheit kultiviert waren. Die vorläufige Untersuchung dieser Keimlinge durch Behandlung mit Alkohol im Dunkeln zeigte, dass sie kein Chlorophyll enthielten. Sie wurden nun mit der Schere zerkleinert und in ein kleines Glasschälchen gelegt. Dieses Schälchen wurde im Dunkeln in dem von uns oben erwähnten Apparat untergebracht, welcher darauf in entsprechender Weise auf den Tisch eines Mikroskops gestellt wurde, zu welchem ein Mikrospektroskop angepasst war. Als Lichtquelle diente uns eine Petroleum- oder Spiritus-Glühlampe. In beiden Fällen benutzten wir zur Erhöhung der Lichtstärke als Kondensor eine große mit Wasser gefüllte Glaskugel. Die Dicke des Präparats, sowie auch die Breite des Mikrospektroskopspaltes wurde vorher reguliert durch Beobachtung der vermittelst der Schere zerkleinerten und mit zerstreutem Licht beleuchteten etiolierten Keimlinge. Die ganze Aufstellung wurde mit der Berechnung vorgenommen, dass das Chlorophyllband I deutlich im Gesichtskreise des Spektroskops zu sehen war. Mit Hilfe einer solchen Vorrichtung hatten wir die Möglichkeit, die Chlorophyllbildung unmittelbar in lebenden Pflanzen zu beobachten. (Schluss folgt.)

Beiträge zur Physiologie der Sekretionsvorgänge.

Von Paul v. Liebermann.

Inhalt: Einleitung. — Über den Begriff der Arbeit eines Organes. — Über die Arbeit der Sekretion. — Über die Einflüsse, die die Intensität der Sekretion bestimmen. — Über den Einfluss der CO_2-Einatmung auf die Sekretionsintensität des Speichels und des Pankreassaftes. — Deutung dieses Einflusses beim Pankreas, nebst Bemerkungen und Versuchen über den Ursprung der sauern und alkalischen Reaktion mancher Sekrete. — Über die physiologische Bedeutung des Einflusses der CO_2-Einatmung auf die Speichelsekretion.

Einleitung.

Ein Organismus, dessen Funktionen von Stoffen abhängen, die im Verlaufe des Stoffwechsels fast in allen Organen regelmäßig erzeugt werden, wird eine Reihe bemerkenswerter Vorzüge im Kampf ums Dasein genießen. Zunächst bietet eine solche „Abfallverwertung“ ökonomische Vorzüge; ferner wird dadurch Betriebsstörungen wirksam vorgebeugt, da es höchst unwahrscheinlich ist, dass die Bildung dieser Stoffe in allen Organen gleichzeitig versiegen sollte. Man denke sich etwa, dass Maschinenöl als Abfallstoff bei einem chemischen Betriebe gewonnen würde!

Weiter kann es vorkommen, dass zwischen der Intensität der in Rede stehenden Funktionen und der Intensität des Gesamtstoffwechsels ein Parallelismus wünschenswert erscheint; in diesem Falle wird die angedeutete Einrichtung als Regulationsmechanismus wirken müssen. In Anbetracht dieser biologischen Vorteile kann es uns nicht wundernehmen, wenn wir solche Einrichtungen bei Organismen, die sich behauptet haben, tatsächlich vorfinden.

Kohlendioxyd und Wasser gehören zu den hauptsächlichsten Abbauprodukten des Stoffwechsels und es ist wohlbekannt, welche Bedeutung beiden für eine ganze Anzahl physiologischer Funktionen zukommt — dem Wasser ja geradezu für alle. Es schien daher von Interesse, auch Drüsentätigkeiten darauf zu prüfen, ob sie, etwa ihrer Intensität nach, vom CO_2-Gehalte des Blutes abhängen.

Ich möchte mir erlauben, dem Bericht über die Versuche zunächst einige Worte über den Begriff der Arbeit der Sekretion vorauszuschicken, da dieser Begriff später zur Deutung einer der beobachteten Erscheinungen herangezogen werden soll. Dies wird nur möglich sein, wenn wir mit einigen allgemeinen Betrachtungen über den Begriff der Arbeit eines Organes beginnen.

Dann soll ein ganz kurzer Überblick über die Bedingungen folgen, von denen die Intensität der Sekretion abhängt; dies führt uns auf die besonderen Einflüsse, worauf sich die Versuche beziehen: den Einfluss von Stoffwechselprodukten. Daran schließt sich also die Beschreibung der Versuche an, die von dem Einflusse des Kohlen-

dioxyds auf die Sekretion des Speichels und des Pankreassaftes handeln.

Dabei gibt uns die Diskussion der am Pankreas gewonnenen Resultate Gelegenheit, theoretische Vorstellungen über die Bildung saurer und alkalischer Säfte zu entwickeln und einige Versuche mitzuteilen, die insbesondere die Entstehung des Alkalis dem Verständnis näher bringen könnten.

Die Diskussion der an der Submaxillardrüse gewonnenen Resultate aber wird uns zu einer Hypothese über eine der Einrichtungen führen, die bei der Regulation der Körpertemperatur eine Rolle spielen.

Über den Begriff der Arbeit eines Organes.

Wir können fragen, was Arbeit eines Organes heiße und was Größe dieser Arbeit heiße.

Der Ausdruck „Arbeit eines Organes" ist zunächst gar nicht verständlich. Man kann wohl angeben, was Arbeit einer Kraft heiße. Aber Arbeit eines Körpers ist ein verschwommener Ausdruck. Wollen wir ihm aber einen Sinn beilegen, so kann er kaum etwas anders bedeuten als Arbeit der Kräfte des Körpers, der Kräfte also, die der Körper ausübt. So soll der Ausdruck in allem folgenden verstanden werden.

Da alle Arbeit Umwandlung von Energie ist[1]), so könnte man wohl meinen, alle Energieumwandlungen, die in einem Organe vor sich gehen, wären als Arbeit des Organes zu definieren. Das wäre aber aus folgendem Grunde widersinnig.

Jeder Vorgang kann in zwei entgegengesetzten Richtungen wenigstens gedacht werden. Wird dabei Energie umgewandelt, so wird man sagen können, das Organ leiste Arbeit. Aber offenbar nicht bei beiden Richtungen des Prozesses, sondern entweder bei der einen, oder bei der andern. Denn die bei dem Prozesse wirksame Kraft des Organes kann doch nur eine Richtung haben. Sie, und somit das Organ, leistet also positive Arbeit nur bei der einen Richtung[2]).

Nun geht aber eine ganze Reihe verschiedener Prozesse in einem Organe vor. Jeder ist in zwei entgegengesetzten Richtungen denkbar, und manche kommen auch wirklich in zwei entgegengesetzten Richtungen vor. Für jeden einzelnen müssen wir also

1) Ob es möglich ist, jemandem den Begriff Energie klar zu machen, ohne vorher Arbeit definiert zu haben, will ich hier nicht diskutieren; es kommt in diesem Falle auch gar nicht darauf an. Die Bemerkung also, dass alle Arbeit Umwandlung von Energie sei, bedeutet nicht etwa, dass ich von den beiden Begriffen den der Energie als den primären ansehe.

2) Arbeit des Organes heißt hier natürlich immer positive Arbeit des Organes.

besonders übereinkommen, bei welcher Richtung wir von Arbeit des Organes reden wollen. Wie man aber all diese Konventionen in einer Definition zusammenfassen könnte, ist nicht ersichtlich.

Etwas besser steht es, wenn wir die Größe der Arbeit eines Organes definieren wollen. Diese wird verständlich zu definieren sein als die Summe aller einzelnen Arbeiten, die wir den eben angedeuteten Konventionen gemäß als Arbeiten des Organes auffassen wollen[3]).

Ein solcher Begriff wäre nützlich, wenn wir für die Größe der Arbeit eines Organes ein Maß hätten. Man könnte wohl der Meinung sein, ein solches Maß in der Menge der chemischen Energie zu haben, die in dem Organe umgesetzt worden ist.

Nun wird sich aber sogleich zeigen, dass diese Größe nur dann ein Maß der Organarbeit sein kann, wenn wir unsere Konventionen, die partiellen Arbeiten betreffend, in ganz bestimmter Weise getroffen haben. Und es ist zunächst mindestens zweifelhaft, ob wir die Art der Konvention, bei der die Menge der umgewandelten chemischen Energie der Summe der partiellen Arbeiten gleich würde, rationell finden werden.

Dies wird sogleich deutlich, wenn wir ein Beispiel betrachten. Es gehen in einem Organe mechanische, osmotische, elektrische, chemische Veränderungen vor. Sie sind mit Energieumwandlungen verknüpft. Wie schon betont, kann diese Energieumwandlung immer nur entweder bei der einen oder bei der andern Richtung des Prozesses Arbeit des Organes genannt werden. Nehmen wir als Beispiel die chemischen Umwandlungen und fragen, bei welcher Richtung wir die damit verknüpfte Energieumwandlung als Arbeit des Organes bezeichnen wollen.

Eine solche Konvention erscheint zunächst wieder nur für jede einzelne chemische Reaktion möglich. Denn wann sollen wir eine Reaktion „rechtläufig“ nennen?

Indessen lässt sich hier gerade vom energetischen Standpunkte aus ein Übereinkommen treffen. Wir können alle Reaktionen, die Energie liefern, als Reaktionen der einen Richtung definieren, alle, die Energie verbrauchen, als solche der anderen. Die energieliefernden mögen Plusprozesse, die andern Minusprozesse heißen[4]).

Dies angenommen, sehen wir zu, ob wir bei Plus- oder bei Minusprozessen von Arbeit des Organes reden sollen. Also: wann werden

---

3) Es ist hier mit „Größe der Arbeit des Organes“ stets die Größe der totalen Arbeit gemeint.

4) Diese Unterscheidung fällt nicht ganz zusammen mit der zwischen Reaktionen positiver und Reaktionen negativer Wärmetönung. Allerdings kommen diese Ausdrücke oft auf dasselbe hinaus.

wir rationellerweise sagen können: die Kräfte des Organes haben positive Arbeit geleistet?

Mag man nun hierüber auch verschiedener Meinung sein, keinesfalls wird man leugnen können, dass es mindestens ebenso rationell erscheint, diesen Ausdruck bei Minusprozessen zu brauchen, wie bei Plusprozessen. Was erscheint passender?

Ein Arbeiter schaffe eine Ladung Ziegelsteine zum Dach eines Baues hinauf. Ein anderer werfe sie wieder hinunter. Welcher von beiden hat Arbeit geleistet?

Der erste hat einen Teil seiner Energie, anstatt sie in Wärme zu verwandeln, in potentielle Energie verwandelt. Der andere hat es durch einen Handgriff möglich gemacht, dass sich die potentielle Energie der Ziegelsteine in Wärme verwandle. Gearbeitet hat der erste.

Ein Organ bilde aus Zucker Fett. Das Fett werde in ein anderes Organ transportiert und dort verbrannt. Welches der beiden hat Arbeit geleistet? Ich würde sagen: das Organ, in dem der exo-thermische Prozess vorging, hat diesen nur möglich gemacht oder gar nur beschleunigt, indem es etwa ein sauerstoffübertragendes Ferment lieferte, und hat dabei ebensowenig oder ebensoviel Arbeit geleistet wie ein Arbeiter, der eine Maschine schmiert[5]) oder wie der Arbeiter in unserm Beispiel, der eine Hemmung beseitigt.

Gesetzt nun, diese Überlegung hätte uns bestimmt, bei Minusprozessen von Arbeit des Organes zu reden, so können wir die Menge der gesamten im Organe umgewandelten chemischen Energie nicht als Maß für die gesamte Arbeit des Organes brauchen. Denn es bedarf ja kaum der Erwähnung, dass chemische Energie auch bei Plusprozessen umgewandelt wird, beim Abbau, bei der Oxydation.

Nun wird man vielleicht einwenden wollen, dass ja die Energie, die bei Minusprozessen aufgenommen wird, auch nur vom Abbau stammt, also aus Plusprozessen, und dass somit unsere ganze Unterscheidung der Vorzeichen hinfällig sei.

Diese Bemerkung über die Quelle der Energie ist freilich richtig, sie ist sogar trivial[6]). Aber der Schluss, dass damit die Vorzeichenbestimmung ihren Sinn verliere, wäre dennoch falsch.

Es werde in einem Organe Zucker verbrannt. Es bilden sich Kohlendioxyd und Wasser, und Wärme wird erzeugt. Weiter geschieht nichts. In einem andern Falle werde dieselbe Menge Zucker verbrannt. Aber ein Teil der dadurch für irgendwelche Funktionen

5) Der Vergleich eines Fermentes mit dem Öle ist bekannt.

6) Damit will ich beileibe nicht sagen, dass jede triviale Bemerkung a fortiori richtig sei.

disponibel gewordenen Energie werde dazu verwendet, eine endothermische Reaktion auszuführen. Die Menge der umgewandelten chemischen Energie ist in den beiden Fällen dieselbe. Arbeit ist aber unserer Übereinkunft gemäß nur im zweiten Falle geleistet worden. Die Menge der umgewandelten chemischen Energie ist also kein Maß für die Arbeit, qu. e. d. — Wollte man etwa behaupten, im zweiten Falle sei nicht dieselbe Menge chemischer Energie umgewandelt worden, da sie in den Produkten der endothermischen Reaktion wieder als chemische Energie erscheine, so bewiese das unsern Satz a fortiori. Denn dann wäre gerade in dem Falle, wo Arbeit geleistet wurde, weniger chemische Energie umgewandelt worden.

Die Menge der gesamten im Organe umgewandelten chemischen Energie kann somit nur bei ganz bestimmten Konventionen als Maß der gesamten Arbeit des Organes gelten; und zwar müsste man für den Fall der chemischen Prozesse in entgegengesetztem Sinne übereinkommen, als wir es rationell gefunden hatten.

Will man freilich die gesamte im Organe umgewandelte chemische Energie nicht als Maß für die totale Organarbeit brauchen — die man ihrerseits als Summe der partiellen Arbeiten definiert —, sondern will man „Größe der Organarbeit“ einfach als Menge der umgewandelten chemischen Energie definieren, so steht einem das ja frei. Ich fürchte aber, dass eine solche Definition zu Missverständnissen führen würde, da dann die Größe der totalen Arbeit nicht unter allen Umständen der Summe der partiellen Arbeiten gleich wird — was doch gewiss wunderlich klingt.

Wir kommen zu den Schlüssen:

1. Was Arbeit eines Organes sei, lässt sich nicht wohl definieren. Zu mindest wollte es uns nicht gelingen.

2. Was Größe der Arbeit eines Organes sei, ließe sich zwar definieren als Summe von Einzelarbeiten, doch scheint uns eine solche Definition ziemlich wertlos, da wir doch kein Maß für diese Summe als ganze haben. (Wir brauchen kaum daran zu erinnern, dass eine Bestimmung der einzelnen Posten erst recht nicht möglich ist.)

Wir wollen uns daher überhaupt nicht weiter mit diesen Definitionen abmühen, sondern machen uns die Aufgabe leicht, indem wir nur von partiellen Arbeiten der Organe reden. D. h. wir betrachten nur die einzelnen Prozesse, die in den Organen vor sich gehen und schreiben, wo es uns überhaupt von Werte scheint, für die eine Richtung des Prozesses die Arbeit dem Organe zu. Dabei wird sich zeigen, dass diese willkürliche Bestimmung gelegentlich doch einen wohl verständlichen Sinn haben kann.

Über die Arbeit der Sekretion.

Wir gehen nun über zu der Arbeit der Drüsen speziell und beschränken uns auch hier auf die Betrachtung der Arbeit bei einer ihrer Leistungen, der äußern Sekretion. Wir können hier von verschiedenen partiellen Sekretionsarbeiten reden.

Von chemischer Sekretionsarbeit etwa dann, wenn im Sekret endothermische Verbindungen erscheinen, die im Blute nicht vorhanden sind, wenn also die Drüse zu den Minusprozessen, denen diese Verbindungen entstammen, die aufzunehmende Energie liefert.

Von mechanischer Sekretionsarbeit können wir sprechen, wenn die Drüse dem Sekrete mechanische Energie mitteilt, also wenn das Sekret einen Druck oder eine Geschwindigkeit hat, die nicht vom Blutdruck stammen können. Man pflegt hier gewöhnlich die in Wirklichkeit abnormen Verhältnisse bei verschlossenem Ausführungsgange zu betrachten, die z. B. durch endständige Einführung einer Kanüle und Verbindung mit einem Manometer erzeugt werden; so bekommt man die ganze mechanische Energie als potentielle, oder in der üblichen Ausdrucksweise: man postuliert eine mechanische Arbeitsleistung der Drüsenzellen deswegen, weil der so gemessene Sekretionsdruck höhere Werte aufweisen kann als der Druck in der Arterie der Drüse.

Der Ausdruck mechanische Arbeit dürfte übrigens nicht ganz eindeutig sein, denn die Art von Arbeit, die wir nun zu betrachten haben, lässt sich auch als mechanische auffassen. Wir meinen die osmotische.

Eine Drüse bildet ein Sekret, dessen Konzentration von der des Blutplasmas abweicht. Sie erzeugt also einen Konzentrationsunterschied. Da Konzentrationsunterschiede sich auszugleichen streben, wegen der osmotischen Kräfte, so hat sie dabei Arbeit gegen osmotische Kräfte zu leisten. Diese Arbeit führt in der Literatur den etwas missverständlichen Namen der osmotischen Arbeit. Missverständlich deswegen, weil er den Gedanken nahelegt, es handle sich um eine positive Arbeit osmotischer Kräfte, während gerade das Gegenteil gemeint ist: irgendwelche von der Drüse entwickelten Kräfte leisten positive Arbeit, die osmotischen aber leisten negative [7]).

Der Leser sieht: wir sprechen hier bei der einen Richtung des Prozesses von Arbeit des Organes, nämlich bei der, die einen Konzentrationsunterschied erzeugt. Man wird nicht umhin können, diese Konvention rationell zu finden. Denn es sind Kräfte der

7) Dass diese von der Drüse entwickelten Kräfte nicht selbst osmotischer Natur sein könnten, wird damit nicht behauptet. Sie müssten nur zwischen anderen Systemen spielen, nicht zwischen Plasma und Sekret.

Drüsenzellen, die hier einen Prozess zustande bringen, der ohne diese Kräfte umgekehrt verlaufen würde. Aus demselben Grunde werden wir auch die Begriffsbestimmung der oben als mechanische bezeichneten Sekretionsarbeit rationell finden müssen. Da wir vom Begriffe der osmotischen Sekretionsarbeit später eine Anwendung machen werden, sei es gestattet, die quantitativen Verhältnisse etwas näher auszuführen. Wir wollen die osmotische Arbeit berechnen[8]).

Es soll gleich bemerkt werden, dass es sich nur darum handelt, ein Mindestmaß der geleisteten Arbeit zu berechnen. Das bekommen wir, indem wir anstatt der eigentlich gesuchten Arbeit, die die Drüsenzellen gegen osmotische Kräfte leisten, die negative Arbeit berechnen, welche von den osmotischen Kräften geleistet wird. Die Arbeit der Drüsenzellen ist offenbar ihrem absoluten Werte nach dieser Arbeit mindestens gleich, oder genauer: mindestens um ein beliebig kleines größer.

Die folgende Betrachtung soll dies und die Rechnungsweise selbst deutlich machen; wer mit den Infinitesimalmethoden vertraut ist, wird sie überschlagen.

Denken wir uns eine Lösung, der Einfachheit halber eines Stoffes, durch eine halbdurchlässige Scheidewand in zwei Teile getrennt. Auf beide Flächen der Wand wirkt dann derselbe osmotische Druck. Wollen wir eine Differenz der Drucke erzeugen, so haben wir die Wand zu verschieben, sagen wir, um die Vorstellungen zu fixieren, von rechts nach links. In dieser Bewegung unterstützt uns eine stetig abnehmende Kraft, die in jedem Augenblicke gleich ist dem Produkte aus osmotischem Druck rechts und Wandfläche. Der Bewegung entgegen wirkt eine stetig zunehmende Kraft, die in jedem Augenblicke gleich ist dem Produkte aus osmotischem Druck links und Wandfläche. Wir müssen eine Kraft ausüben, die in jedem Augenblicke mindestens um ein beliebig kleines größer ist als die Differenz der obigen beiden. Wir können nun das Mindestmaß unserer Arbeit berechnen, indem wir die von uns ausgeübte Kraft in jedem Augenblicke der obigen Differenz gleich setzen. Das besagt aber offenbar nichts anderes, als dass in die Formeln stets der Wert der osmotischen Kräfte eingehen wird, nur mit umgekehrtem Vorzeichen.

Dass eine solche Betrachtung das Mindestmaß der Arbeit ergibt, pflegt man auch so auszudrücken, dass sie den vollen Wert der Arbeit für den idealen Grenzfall des umkehrbaren Prozesses gebe. Die beiden Ausdrücke besagen dasselbe, denn der Prozess

8) Die Rechnung ist dieselbe, die die Arbeit der Gaskompression ergibt. Auf Sekretion hat sie Dreser zuerst angewandt, um die osmotische Arbeit der Harnabsonderung zu ermitteln.

verläuft dann umkehrbar, wenn die angewandte Kraft immer der oben besprochenen Differenz gleich ist; genauer: er nähert sich der Umkehrbarkeit beliebig, wenn sich jene Differenz der Null beliebig nähert.

Diese Differenz der Kräfte — wir können statt ihrer hier auch weiter von der Differenz der Drucke reden, wie wir begonnen hatten — nimmt, wie schon erwähnt, stetig zu. Wir können daher nicht einfach Arbeit = Kraftmal-Verschiebung setzen, wie bei einer Verschiebung gegen eine konstante Kraft. Sondern wir gehen von einer Annäherungsrechnung aus, indem wir die gesamte Verschiebung in Stücke zerlegen, für die wir die Kraft konstant setzen, und zwar gleich der Kraft, die in irgend einem Punkte des betreffenden Stückes, zu Beginn z. B., tatsächlich herrscht. Für diese einzelnen Stücke berechnen wir dann die Partialarbeiten als Produkte Kraftmal-Verschiebung und bilden die Summe dieser Produkte. Diese Summe kommt dem genauen Werte der Arbeit[9]) um so näher, je kleiner die Stücke. Wir brauchen also nur festzustellen, welchem Werte sich die Summe beliebig nähert, wenn wir die Stücke der Null beliebig nähern: dieser Wert ist gleich der gesuchten Arbeit.

Die Berechnung können wir natürlich nur dann ausführen, wenn uns bekannt ist, nach welchem Gesetze die Drucke mit den Verschiebungen links zunehmen, rechts abnehmen. Durch eine einfache Umformung können wir statt der Verschiebungen die Volumänderungen in die Ausdrücke einsetzen. Wir brauchen also das Gesetz, nach dem Druckänderung von Volumänderung abhängt. Dieses Gesetz ist verschieden, je nach der Art, wie der Prozess geleitet wird. Man pflegt dabei zwei Grenzfälle besonders zu betrachten: den, wo das System alle Wärme, die beim Prozess erzeugt wird, behält und auch von außen keine Wärme aufnimmt: adiabatische Zustandsänderung, und den, wo Wärme zugeführt und abgegeben werden kann und dies so reguliert ist, dass die Temperatur des Systems bei dem Verschiebungsprozesse konstant bleibe: isothermische Zustandsänderung. Für den Fall der adiabatischen Änderung haben wir das gesuchte Gesetz in dem von Poisson, für den Fall der isothermischen in dem von Boyle und Mariotte. Uns interessiert für physiologische Verhältnisse das letztere, da die Bedingungen der Isothermie im Tierkörper mit guter Annäherung gegeben sind.

Wir haben gesehen, dass sich bei unserem Verschiebungsprozesse die osmotischen Drucke auf beiden Seiten ändern. Die Rechnung wird vereinfacht, wenn die Änderung auf der einen Seite vernach-

9) Wir meinen natürlich den genauen Wert des Minimalbetrages oder der negativen Arbeit der osmotischen Kräfte.

lässigt werden darf, wenn es also gestattet ist, den Druck dort konstant zu setzen. Dies ist bei der Anwendung auf Sekretion der Fall: auf der einen Seite haben wir Blutplasma, dessen osmotischer Druck durch die Absonderung eines Sekretes nicht merklich geändert wird.

Die folgende Rechnung ist nichts als der symbolische Ausdruck der vorstehenden Überlegungen. Wir wollen sie für den Fall ausführen, dass das Sekret konzentriert werde. Wir denken es uns sezerniert mit der Konzentration des Blutplasmas und dann komprimiert, vom Volum v_1 zum Volum v_2, wobei es vom osmotischen Druck p_1 zum osmotischen Drucke p_2 übergeht. Dann ist die Kompressionsarbeit

$$A = \int_{v_2}^{v_1} p \, dv - p_1 [v_1 - v_2],$$

da p_1 der konstante osmotische Druck des Plasmas ist.

Da $p = p_1 v_1 / v$, so wird

$$A = p_1 v_1 \int_{v_2}^{v_1} 1/v \, dv - p_1 [v_1 - v_2].$$

Es ist

$$\int_{v_2}^{v_1} 1/v \, dv = \log v_1 - \log v_2 = \log [v_1/v_2]$$

(log bedeutet den natürlichen Logarithmus).

Da sich die Volume umgekehrt wie die osmotischen Drucke verhalten, so ist $v_1/v_2 = p_2/p_1$. Also

$$A = p_1 v_1 \log [p_2/p_1] - p_1 [v_1 - v_2].$$

Hierin ist also p_1 der osmotische Druck des Blutplasmas, v_1 das Volum, das das Sekret einnähme, wenn es bis zum osmotischen Druck p_1 verdünnt würde, p_2 der osmotische Druck des Sekretes, v_2 sein Volum. Statt der Drucke können natürlich die Konzentrationen gesetzt werden.

Für ein verdünntes Sekret berechnet sich die Formel ganz ähnlich. Die Drüse arbeitet dann gegen die konstante Kraft und wird von der variabeln unterstützt, was natürlich nur in den Vorzeichen einen Unterschied machen kann.

Für die Anwendung der Formel ist eines noch besonders zu berücksichtigen. p_1 und p_2 bedeuten die osmotischen Drucke von Blutplasma und Sekret. Man darf aber, um die Arbeit zu bekommen, nicht die Gesamtdrucke einsetzen, sondern man wendet die Formel für jede einzelne gelöste Substanz besonders an, indem man ihren

Partialdruck nimmt und summiert die so erhaltenen Arbeiten (Ionen sind natürlich als besondere Substanzen zu betrachten). Dass nur diese Rechnungsweise richtig ist, kann man sich wie folgt klar machen. Man denke sich eine Lösung von Zucker und Harnstoff, in der die Partialdrucke der beiden Substanzen gleich seien. Man teile die Lösung durch eine für beide Stoffe durchgängige Scheidewand in zwei Hälften und stelle sich vor, dass durch irgendeine Kraft aller Zucker auf die eine, aller Harnstoff auf die andere Seite gebracht würde. Die so gewonnenen beiden Lösungen hätten dann gleichen osmotischen Druck, und zwar denselben, den die Harnstoff-Zuckerlösung hatte. Wollte man hier die Arbeit der Trennung in der Weise berechnen, dass man die gesamten osmotischen Drucke im Anfangs- und im Endzustand einsetzte, so erhielte man den Wert Null. Es muss also die Arbeit der Zuckerkonzentrierung und die der Harnstoffkonzentrierung besonders berechnet werden[10]).

Es kann auch vorkommen, dass uns eben nur die Partialarbeit für eine gelöste Substanz oder ein Ion interessiert.

Dass die Berechnung nur so lange gilt, als sich die Lösungen in quantitativer Beziehung wie ideale Gase verhalten, versteht sich von selbst. Unabhängig aber ist sie davon, ob der von uns benutzte Begriff des osmotischen Druckes die physikalische Bedeutung hat, die ihm öfters zugeschrieben worden ist, ob also der „osmotische Druck" ein echtes Analogon des Gasdruckes ist, oder nur eine mathematische Analogie zu diesem aufweist, die darin besteht, dass die quantitativen Verhältnisse unter gewissen Bedingungen übereinstimmen. van Laar hat mit großem Nachdruck darauf hingewiesen, dass die Analogie nur von dieser äußerlichen Art ist[11]). Wir dürfen uns also nicht vorstellen, eine Lösung habe, für sich allein, einen osmotischen Druck, sie „übe einen Druck aus", wie die Gase. Die Erscheinungen, die einen solchen Druck vortäuschen, treten erst ein, wenn die Lösung an eine andere grenzt. Und was die Größe des „osmotischen Druckes" betrifft, so entsteht der hydrostatische Druck, den wir dem „osmotischen Drucke" der Lösung absolut gleich setzen, nur in dem speziellen Fall, dass diese andere Lösung die Konzentration Null hat[12]). Es kommt ihm somit gar keine besondere Bedeutung zu.

Dass aber all das unsere Rechnung gar nicht beeinträchtigt, ist klar. In unserem Falle grenzen tatsächlich zwei Lösungen aneinander. Und ob die dabei zur Wirkung kommende Kraft wirk-

10) Hierauf hat v. Rhorer aufmerksam gemacht (Über die osmotische Arbeit der Nieren, in Pflüger's Arch. Bd. 109, S. 375—390).

11) van Laar: Sechs Vorträge über das thermodynamische Potential etc. Braunschweig 1906.

12) Natürlich auch in diesem Falle nur dann, wenn eine semipermeable Scheidewand da ist.

lich die Differenz zweier Kräfte ist — wie es wäre, wenn jede Lösung wirklich ihren „eigenen" osmotischen Druck hätte, oder ob nur die Differenz selbst reell ist, die Drucke p_1 und p_2 aber nur formelle Bedeutung haben, das ist für die Rechnung völlig gleichgültig. van Laar selbst sagt: der osmotische Druck ist zur Physiologie zurückgekehrt und wird dort nur noch in seiner wahren Bedeutung benutzt werden, wenn man es wirklich bei Zellwänden mit semipermeablen Membranen zu tun hat.

Über die Einflüsse, die die Intensität der Sekretion bestimmen.

Wir haben im Verlaufe dieser Betrachtungen immer von den Kräften gesprochen, die die Drüsenzelle gegen osmotische Kräfte, gegen mechanische Kräfte etc. entwickelt. Diese Kraftentwickelung ist es, die wir kurz mit dem Ausdruck zu bezeichnen pflegen, die Drüsenzellen entfalteten eine aktive Tätigkeit. Das Wort ist unangenehm vitalistisch gefärbt, muss aber durchaus nicht so verstanden werden. Es ist eben nur ein kurzer Ausdruck unserer Unkenntnis.

Die Einflüsse, von denen diese aktive Tätigkeit abhängt, haben wir im folgenden kurz zu betrachten.

Bei vielen, wenn nicht bei allen Organen, können wir einen ruhenden und einen tätigen Zustand unterscheiden: wir suchen dann nach Reizen, denen wir den Übergang in den tätigen Zustand zuschreiben können, eventuell auch nach entgegengesetzt wirkenden Einflüssen, d. h. Hemmungen.

Auch bei den Drüsen wechseln Tätigkeit und Ruhe ab; diese Periodik ist bei manchen sehr deutlich, bei anderen weniger. Die Frage nach den Reizen ist aber auch bei kontinuierlich sezernierenden Drüsen berechtigt, da sie ja auch mit wechselnder Intensität sezernieren.

Seit Claude Bernard und Ludwig wissen wir, dass es Drüsen gibt, die innerviert werden. Diesen fließen also vom Nervensystem aus Erregungen zu, die zu Reizen für die Drüsenzellen werden. Dieser Mechanismus, die Drüsenzellen zur Tätigkeit zu bringen, war lange Zeit allein bekannt. Man suchte stets nach sekretorischen Nerven, die im physiologischen Reizversuch bei Reizung ihres peripherischen Stumpfes, also durch zentrifugale Leitung, die Drüse zur Tätigkeit bringen sollen, wie im klassischen Versuch an den Speicheldrüsen.

Diese Bemühungen führten bei den verschiedenen Drüsen zu sehr verschiedenen Erfolgen. Während es sich z. B. im Falle der Magensekretion ergab, dass die Schwierigkeiten, eine sekretorische Innervation nachzuweisen, durch passende Versuchsanordnung zu umgehen sind, wie es Pawlow gelehrt hat, gelang es bei anderen

Drüsen, wie Leber und Niere, gar nicht, eine Innervation evident zu machen. Bei den zur Niere führenden Nerven z. B. konnte nur eine vasomotorische Funktion mit Sicherheit erwiesen werden.

Diese Tatsache selbst musste den Gedanken nahelegen, dass es auch eine andere Art der Erregung geben könne, die vom Nervensystem unabhängig wäre. Sie könnte gegeben sein durch eine Reizwirkung chemischer Stoffe, die direkt auf die Drüsenzellen einwirken. —

Nun sprach man ja lange schon von cholagogen und von diuretischen Substanzen, und es konnte daher scheinen, als sei ein solcher Mechanismus durch die pharmakologischen Tatsachen allein schon erwiesen. Allein die Drüsentätigkeit hängt nicht nur vom Zustande der Drüsenzellen ab, sondern auch vom Kreislauf der Drüse, und zwar in sehr hohem Grade. Das ist leicht verständlich. Der Kreislauf bestimmt ja die Ernährung aller Zellen, ihre Versorgung mit Sauerstoff, die Entfernung von Abfallstoffen, die schädigend wirken könnten. Ferner liefert ja der Kreislauf das Rohmaterial für die Bildung aller Sekrete, und endlich muss der Blutstrom rein mechanisch, durch den Blutdruck, wirksam werden. Man mag diesem Druck eine noch so geringe Bedeutung zuerkennen: dass er auf die abgesonderte Menge Sekret schlechthin keinen Einfluss habe, ist physikalisch undenkbar.

Die Abhängigkeit der Sekretion vom Kreislauf ist wohl der Grund dafür, dass die cholagogen und diuretischen Stoffe den Begriff der chemischen Drüsenerregung nicht längst fest eingebürgert haben. Immer war mit der Möglichkeit zu rechnen, dass ihre Wirkung auf einer Änderung der Durchblutungs- oder Druckverhältnisse beruhen könnte, kurz darauf, dass sie auf den Kreislauf der Drüsen wirkten. Gerade Leber und Niere sind Organe, deren sekretorische Tätigkeit vom Kreislauf geradezu beherrscht wird.

Für Stoffe wiederum vom Typus des Pilocarpins ließ sich mit großer Wahrscheinlichkeit zeigen, dass sie ihre Wirkung durch Reizung des nervösen Apparates entfalten. Wir hätten hier also allerdings chemische Stoffe als Erreger, aber doch keinen prinzipiell neuen Erregungsmodus.

Für einen solchen haben Bayliss und Starling das Paradigma kennen gelehrt. Dem klassischen Speicheldrüsenversuch, der die Innervation der Drüsen beweist, können wir seit ihren Untersuchungen den klassischen Pankreasversuch an die Seite stellen.

Ohne auf die Geschichte dieser Entdeckung näher einzugehen, wollen wir nur kurz erwähnen, dass der Erregungsmodus des Pankreas durch Pawlow's[13]) und Kudrewetzky's[14]) Untersuchungen

13) Du Bois-Reymond's Arch. Jahrg. 1893, Suppl.-Bd. S. 176.
14) Ibidem, Jahrg. 1894, S. 83.

aufgeklärt schien: Vagus und Splanchnicus erschienen als sekretorische Nerven, die Erregung des Saftflusses von der Dünndarmschleimhaut aus, durch Säure, erschien als Reflex im gewöhnlichen Sinne, als nervöser Reflex also.

Bayliss und Starling zeigten nun, dass dieser Reflex chemischer Natur sei[15]). Ob ganz ausschließlich, darüber sind die Akten noch nicht geschlossen. Aber dem chemischen Mechanismus scheint die Hauptrolle zuzukommen.

Er besteht darin, dass durch die Einwirkung der Säure auf die Darmschleimhaut ein Stoff entsteht, der dann auf dem Blutwege ins Pankreas kommt und die Drüse zum Absondern bringt. Die Autoren nannten diesen Stoff Sekretin. Er ist noch nicht isoliert worden. Seine Wirkung beruht nicht auf einer Beeinflussung des Kreislaufs.

Für Stoffe von dieser Art, die irgendwelche Funktionen chemisch erregen, haben die englischen Autoren den Namen Hormone (*ὁρμάων*) vorgeschlagen. Der Name hat sich eingebürgert und wird in der heutigen Literatur als gleichbedeutend mit Reizstoff oder noch allgemeiner als Beeinflussungsstoff[16]) gebraucht, man spricht nämlich sogar von hemmenden Hormonen, der Etymologie zuwider. Auch darauf wird dabei keine Rücksicht genommen, ob die fraglichen Stoffe wirklich direkt an den zu beeinflussenden Zellen angreifen, oder an irgendwelchen Gebilden nervöser Natur. Damit wird natürlich die Unterscheidung von chemischem und nervösem Erregungsmechanismus verwischt; zumindest kommt er in der Gegenüberstellung von Erregung durch Hormone und Erregung auf nervösem Wege nicht mehr deutlich zum Ausdruck. Allerdings ist diese Unterscheidung, so scharf genommen, nicht leicht durchzuführen. Im Falle des Sekretins kann eine Wirkung auf die Vagusendigungen durch den Atropinversuch ausgeschlossen werden. Dagegen fand Modrakowski[17]), dass die Wirkung der Sympathicusreizung durch das Atropin nicht aufgehoben wird. Wenn nun auch Bayliss und Starling gezeigt haben, dass zur Sekretinwirkung die Splanchnici nicht intakt zu sein brauchen, so ist damit doch nicht ausgeschlossen, dass das Sekretin auf die sympathischen Endigungen oder auf die Ganglienzellen im Pankreas einwirke und nicht auf die Drüsenzellen selbst.

Wir erwähnen dies nur nebenbei. Das wesentliche des chemischen Erregungsmechanismus besteht ja darin, dass die Reizstoffe als „chemical messengers“ wirken, also ohne die nervösen Ver-

---

15) S. z. B.: Die chemische Koordination der Funktionen des Körpers, in den Ergebnissen der Physiologie, 5. Jahrg.

16) Dem Ausdruck Beeinflussungsorgan nachgebildet.

17) Modrakowski, Pflüg. Arch. Bd. 114, S. 487—507.

bindungen in Anspruch zu nehmen; ob sie sich bei ihrer Wirkung der nervösen Endigungen bedienen (oder auch sonstiger lokaler Nervenapparate) oder nicht, das erscheint zunächst weniger wichtig. Uninteressant ist diese Frage allerdings nicht, und zwar deswegen, weil die englischen Autoren den chemischen Mechanismus als den ursprünglichen betrachten, der seinerzeit für die Korrelation der Organe gesorgt hat, als die Phylogenese noch kein Nervensystem entwickelt hatte und der bis heute erhalten geblieben wäre für solche Funktionen, die nicht mit der äußersten Promptheit koordiniert werden müssen. Ist dem so, so wäre es verwunderlich, warum sich die chemischen Boten nun doch nervöser Gebilde bedienen sollten, um ihre Wirkung zu entfalten.

Vom Sekretin wurde alsbald gezeigt, dass es auch auf die Gallenabsonderung als Hormon wirkt. Für die Absonderung des Magensaftes hat Edkins gezeigt, dass auch sie zum Teil chemisch erregt wird. Hier spielt jedoch der von Pawlow aufgeklärte nervöse Mechanismus die Hauptrolle. (Fortsetzung folgt.)

Glykogen in Nervenzellen.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von H. Erhard.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.)

Durch die Bestimmungen von Schöndorff (7) wissen wir, dass Glykogen auch normalerweise, wenn auch in verschwindender Menge, in den Nervenzentren vorkommen kann. Nach reichlicher Kohlehydrat- und Fleischfütterung fand dieser Forscher bei Hunden zwischen 0,0435 und 0,254 % Glykogen im Gehirn; im Durchschnitt entfielen bei dieser Fütterung auf 100 g Körperglykogen nur etwa 0,07 g auf das Gehirn. Sonst gelang es in neuerer Zeit nur an pathologisch veränderten Objekten, Glykogen im Gehirn nachzuweisen. Alzheimer (1) fand es beim Menschen „einige Male in und unter der Pia, einige Male auch in der Hirnrinde, z. T. wohl auch in Gliazellen eingeschlossen, oft nur denselben angelagert, meist aber in den adventitiellen Lymphräumen in zahlreichen Körnchen und tropfenartigen Gebilden, besonders bei Paralysen und infektiösen Delirien“. In ebensolchen krankhaft veränderten Gehirnen gelang es Casamajor (4) Glykogen in den Ganglienzellen selbst zur Darstellung zu bringen. – So finden wir denn, dass in den neueren Werken das Vorkommen von Glykogen in den Nervenzentren zu den größten Seltenheiten gerechnet wird. Sein normales Vorhandensein wird, wenigstens für die Ganglienzellen selbst — z. B. von Ehrlich in der „Encyklopädie“ —, für das ganze Tierreich in der Regel bestritten. Und doch gibt es eine

Arbeit, in der es in Nervenzellen selbst, allerdings noch mit den primitiven Methoden der damaligen Zeit, beschrieben wird, ich meine die von Barfurth (2) aus dem Jahre 1885, die überhaupt einen wichtigen Markstein in der ganzen Glykogenforschung bildet. Die Schlundganglien der Schnecken *Limax variegatus* und *Helix pomatia* zeigten bei Jodgummi- und Jodglyzerineinwirkung und 3-, bezw. 5tägige Brotfütterung Glykogen nicht nur im „bindegewebigen Neurilemm", sondern es ergab sich auch, „dass die meisten Ganglienzellen ganz glykogenfrei waren, dass aber einzelne deutliche Spuren von Glykogen enthalten, diffus an einer Seite des Protoplasma sich hinziehend". Barfurth fasst seine Beobachtungen in die Worte zusammen, „dass die eigentlich tätigen nervösen Elemente nur unbedeutende Spuren von Glykogen aufweisen, dass aber die bindegewebigen Hüllen auch hier die Vorratskammern spielen, in denen die Aufspeicherung erfolgt".

Zu meinen eigenen Untersuchungen dienten von den Weichtieren die Ganglien der Weinbergschnecke, *Helix pomatia*, des Tintenfisches, *Sepia*, und des zu den Hinterkiemern gehörigen Seehasen, *Aplysia*. Die Weinbergschnecken befanden sich im Winterschlaf, die übrigen Tiere sammelte ich im Herbst gelegentlich meines Aufenthaltes auf der biologischen Station zu Roscoff. Von Würmern wurde *Piscicola*, ein zu den Rüsselegeln gehöriges und an Süßwasserfischen ektoparasitisch schmarotzendes Tier untersucht. Die Ganglien wurden entweder in Carnoy'scher Flüssigkeit oder in einer Mischung von absolutem Alkohol und Flemming'scher Lösung zu gleichen Teilen fixiert[1]). Gefärbt wurde mit konzentriertem Delafield'schem Hämatoxylin und Best'schem Karmin unter steter Vermeidung einer Alkoholkonzentration, die geringer als 50% war. Zur Kontrolle diente Speichelreaktion, Jodtinktur, Lugol'sche Lösung und Wassereinwirkung. Während bei *Sepia* und *Aplysia* nie auch nur Spuren von Glykogen nachgewiesen werden konnten, war dies stets bei der winterschlafenden Weinbergschnecke vorhanden. Bei Best'schem Karmin leuchtend rot gefärbt, tingierte es sich mit Jod braun und löste sich in Wasser. Nach Speicheleinwirkung war keine Glykogenfärbung mehr zu erzielen, da ja bekanntlich dadurch Achroodextrine und neben ihnen Maltose und Isomaltose entstehen (Röhmann, 6). Gegen Ende des Winterschlafes nimmt die Glykogenmenge nicht nur des umhüllenden Bindegewebes, sondern auch der Ganglienzellen selbst immer mehr ab. Anfangs in Tropfen-, ja sogar Schollenform ziemlich reichlich in den Nervenzellen abgelagert, findet es sich am Ausgang des Winters nur noch in sehr feinen Tröpfchen. Außer

1) Für die Angabe letzterer Fixierung sage ich auch an dieser Stelle Herrn Kollegen v. Kemnitz im hiesigen Institut meinen herzlichsten Dank.

Glykogen finden sich in diesen Ganglienzellen noch sehr vereinzelt Tropfen, die sich mit Osmium schwarz färben und in Chloroform lösen, also wohl Fett oder diesem wenigstens nahestehende Körper darstellen. Als eigentliche Glykogenspeicher muß man das die Ganglienmasse umgebende Bindegewebe und sekundär die Glia ansehen.

Piscicola zeigte folgendes: War das Tier frisch vom Karpfen abgenommen, so zeigte ein Teil seiner Ganglienmasse Glykogen. Bevorzugt waren dabei besonders die großen Zellen der Kopfganglienmasse und die Bauchganglien, während der Hauptteil des Kopfganglions kein oder nur wenig Glykogen aufwies. Das Glykogen zeigte sich in Tropfen und z. T. großen Schollen um die Ganglienzellen gelagert, fand sich aber nie in ihnen selbst vor. Ganz anders war das Bild nach dreitägigem Hunger. Hier begann das die Ganglienzellen umgebende Glykogen zu schwinden; dafür fand es sich fein verteilt in diesen selbst.

Diese vorläufigen Befunde lassen, glaube ich, immerhin einige allgemeinere Schlüsse zu. So spielt die Glia tatsächlich die Rolle eines Reservestoffüberträgers, wenn auch in anderem Sinne als dies Holmgren in seiner bekannten Trophospongienlehre betont. Ein Vergleich mit den übrigen Organen der Tiere, der sich bei *Piscicola* auf alle Organe, bei *Helix* auf Bindegewebe, Darm, Speicheldrüse, Zwitterdrüse und Leber erstreckte, ergab mir, dass die Glykogenmenge der Ganglien stets gleichen Schritt mit der des übrigen Körpers hält. Es ist also nicht die spezielle Nervenfunktion, sondern die Allgemeinernährung des Körpers, welche ihren Reichtum bestimmt. Der negative Befund von Glykogen bei *Sepia* und *Aplysia* macht es wenigstens etwas wahrscheinlich, dass dessen Aufspeicherung im Gehirn der winterschlafenden Weinbergschnecke und der kohlehydratreich gefütterten Schnecke mit deren spezifischer Ernährungsweise zusammenhängt. Denn bekanntlich hungert die Schnecke in trockenen Sommern oft wochenlang (Biedermann und Moritz, 3). Vor einer Verallgemeinerung der Befunde an *Piscicola*, als ob bei Parasiten Glykogen häufiger in Ganglienzellen vorkomme, möchte ich jedoch warnen. Denn nie ist es bei einem anderen Parasiten in Ganglienzellen gefunden worden, und so hebt z. B. Goldschmidt (5) eigens hervor, dass *Ascaris*, die doch sonst einen solch ungeheuren Glykogenreichtum zeigt, in sämtlichen Nervenzellen keinerlei Spuren von Glykogen aufweist.

In einer größeren Arbeit werde ich versuchen, eingehender den Auf- und Abbau des Glykogens in der Ganglienzelle darzustellen.

Literaturangabe.

1. Alzheimer, Beiträge zur Kenntnis der pathologischen Neuroglia und ihrer Beziehungen zu den Abbauvorgängen im Nervengewebe. Histol. u. histo-

pathol. Arb. üb. d. Großhirnrinde, herausgeg. v. Nißl und Alzheimer, Bd. 3, H. 3, Jena 1910.
2. Barfurth, Vergleichend-histochemische Untersuchungen über das Glykogen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 25, 1885.
3. Biedermann und Moritz, Beiträge zur vergl. Physiologie der Verdauung. III. Über die Funktion der sogen. Leber der Mollusken. Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 75, 1899.
4. Casamajor, Zur Histochemie der Ganglienzellen der menschlichen Hirnrinde. Arb. a. d. neurolog. Inst. der Univ. Wien, herausgeg. v. Obersteiner, Bd. 18, 1910.
5. Goldschmidt, Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megalocephala*. III. Teil. Festschr z. 60. Geburtstag R. Hertwigs, Bd. 2, Jena 1910.
6. Röhmann, Biochemie. Berlin, Springer, 1908.
7. Schöndorff, Über den Maximalwert des Gesamtglykogengehaltes von Hunden. Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 99, 1903.

Pathologie und Artbildung.

Von S. v. Prowazek (Hamburg).

Zur Zeit der Hochflut des Darwinismus, da die These vom Überleben des Stärksten und Bestangepassten die Spekulationen über die Entstehung von neuen Arten beherrschte und man daran ging, den Begriff des Abnormalen aus naturphilosophischen Betrachtungen zu verbannen, dachte man naturgemäß wenig daran, pathologischen Vorgängen bei der Artbildung eine Rolle zuzuschreiben. Allerdings wies frühzeitig R. Virchow[1]) darauf hin, dass pathologische Rassen wie Mops und Bulldogge sowie pathologische Arten und Gattungen wie die verschiedenen Entozoen und parasitische Krustazeen existieren; bei einer nur flüchtigen Durchmusterung des Tierreiches stoßen wir in diesem Sinne auf verschiedene Typen wie manche Mesozoen (Trichoplax), zahlreiche parasitische Würmer, Pentastomiden, Myzostomiden, Bopyriden, Rhizocephalen, Chondracanthiden, Lernaeiden, Lernaeopodiden, parasitische Schnecken, Pteromalinen, Sarcopsylla-Arten etc. J. v. Kennel[2]) fasste die stummelschwänzigen Katzen, den Hirscheber von Celebes (*Babyrussa alfurus*), den Narwal und den *Anarhichas frontalis* aus Neuseeland als pathologische Arten auf.

Dem Bestreben, pathologische Vorgänge in den Rahmen von artbildenden Faktoren einzubeziehen, steht als große Schwierigkeit der Mangel einer scharfen und allseits befriedigenden Definition des Begriffes „Krankheit“ hindernd im Wege. Schließlich kann in einem gewissen Sinne alles Neue, die Grenzen des althergebrachten „Normalen“ Überschreitende als Produkt der Krankheit aufgefasst werden.

1) R. Virchow, Deszendenz und Pathologie. Arch. f. path. Anatomie, 1886.
2) J. v. Kennel, Über eine stummelschwänzige Hauskatze etc. Zoolog. Jahrb. 15, 1901.

Bezüglich dieser Definitionsschwierigkeiten brauche ich nur auf das wichtige Buch von Küster „Pathologische Pflanzenanatomie“ (Jena, Fischer, 1903) zu verweisen: „Die Bemühungen früherer Autoren, die sich mit den Krankheiten der Pflanzen beschäftigt und eine Definition des „Pathologischen“ zu geben versucht haben, beweisen meines Erachtens schon zur Genüge, dass eine scharfe Scheidung der Naturformen in normale und abnormale bezw. pathologische ebensowenig durchführbar ist wie eine unanfechtbare Abgrenzung des Tier- und Pflanzenreiches u dergl. m.: stets werden sich Formen finden, deren Zugehörigkeit strittig bleibt“ (u. folg. p. 2). H. Ribbert[3]) bezeichnet die Krankheit als „die Summe der von Veränderungen im Bau des Körpers abhängigen herabgesetzten Lebensvorgänge“ — funktionelle Beeinträchtigung führt zur Krankheit. Nach dieser Definition stellen die malignen Geschwülste zunächst keine Krankheit dar, sondern diese ist erst eine Folge der Geschwulstbildung; die atypisch sich teilenden Zellen sind bloße Krankheitserreger etwa wie Bakterien und Entozoen. —

„Krankheit“ ist die Summe äußerer und innerer Ursachen, die in einem Zeitdifferential die Verwirklichung eines auf einer historischen Reaktionsbasis erworbenen Organisationsplanes vereitelt. In diesem Sinne kann man vielleicht sowohl die Zellproliferationen, die durch Fortfall gewisser Teilungshemmungen [Lösung der Kavulationslipoide der Äther und Buttersäure, Fermente der Helminthen (Wurmtumoren), Chlamydozoen-trachom und -epitheliom] entstehen als auch Ausfälle von Regulationen unter den Krankheitsbegriff zusammenfassen. —

Die Mehrzahl der chemisch-physikalischen Einflüsse der Außenwelt trifft den Organismus in der Weise, dass sie entweder dessen Abbauprodukte, Sekrete und Exkrete beeinflussen oder direkt an dessen Zellen herantreten und deren Protoplasmakern oder Zentrosphären angreifen. Die meisten Alkaloide kavulieren und entmischen das Protoplasma in tropfiger Weise, indem sie sich zunächst in den Dispersions„lipoiden“ lösen, worauf die Oxydationsprozesse im selben verändert werden (Chinin); das Vaccinegift beeinflusst hauptsächlich die Plastinsubstanzen der Zelle, die durch Bildung von besonderen Einschlüssen auf die Virusinvasion antworten, das Virus der Samoapocke regt eine Hypertrophie der Plastinnukleolen an, das Lyozoon atrophicans ruft im Gegensatz zum Trachom eine glatte weiße Atrophie der Konjunktiven hervor, indem es im allgemeinen die Tätigkeit der Zytozentren herabsetzt, das Tetanustoxin greift die Lipoide der Nervenzellen an, das des Dysenteriebazillus tötet die Darmepithelzellen ab etc.

Die Zellen des Organismus antworten in verschiedener Weise

3) H. Ribbert. Deutsche med. Wochenschrift 1910.

auf die Insulte der Außenwelt. Im allgemeinen sondert in der Mehrzahl der Fälle das Protoplasma ins Paraplasma, in den Zellsaft oder in die serösen Flüssigkeiten der Organbezirke besondere Schutzstoffe ab, die die schädlichen Substanzen paralysieren. Diese Schutzstoffe können in der Folgezeit infolge einer physiologischen Bahnung und auf dem Wege der Hyperregeneration in erheblicherer Menge überproduziert werden und der Organismus erwirbt eine neue Eigenschaft, die Immunität. Die Immunitätslehre hat uns in letzter Zeit mit einer Fülle solcher Phänomene vertraut gemacht und es würde zu weit führen, selbe hier anzuführen. —

Die Erblichkeit der Immunität bei Lyssa und Piroplasmosis ist noch kontrovers, nach Tizzoni und Cattaneo[4]) vererben die Tetanus immunisierten Mäuse diese Eigenschaft, Ehrlich gibt eine uterine Vererbung der Rizin- und Abrinimmunität an etc.

Das Prinzip der oben erwähnten Hyperregeneration hat wohl zuerst Weigert in die Pathologie eingeführt und Ehrlich zur Grundlage seiner Seitenkettentheorie gemacht. Es ist mehrfach angezweifelt worden. Eine Hyperregeneration kommt bereits bei den Protozoen vor; bei *Stylonychia* (Arch. f. Prot. I) wurde beobachtet, dass periodisch hintereinander mehrere Hinterenden regeneriert werden, etwas Ähnliches ist bei der Peristomregeneration des *Stentor* festgestellt worden.

Bei der Regeneration des Salamanderschwanzes wird besonders auf den jüngeren Stadien der Larvenentwickelung eine größere Zahl von Zellen aufgeteilt, die dann zugrunde gehen, um durch die Seitenkräfte des Epithels aus dem Zellverbande als degenerierende Zellperlen herausgedrängt zu werden. Küster hatte beobachtet, dass in gewissen Valonien im Zellsaft immer parasitische Ciliaten vorkommen, die mit Chlorophyll erfüllt sind. Könnten diese abenteuerlichen Algen nicht etwa pathologische Arten darstellen, die die parasitischen Ciliaten nach Art der Gallen im Sinne einer Hyperregeneration des Protoplasmas verbunden mit Zellhypertrophie geschaffen haben? — —

Die Hyperregeneration der Schutzstoffe kann in einem gewissen Sinne den Weg des Unzweckmäßigen einschlagen und es kann dann der Fall eintreten, dass die fraglichen Schutzstoffe nicht in die unschädliche Bindungssphäre des Paraplasmas oder der serösen Flüssigkeiten zwischen die Gewebe abgeschieden werden, sondern in der Hast der pathologischen Überproduktion im Protoplasma selbst verbleiben und hier eine verderbliche Wirkung bei der eingetretenen Bindung entfalten. Es tritt dann der Fall ein,

4) Tizzoni und Cattaneo, Über die erbliche Überlieferung der Immunität gegen Tetanus. D. med. Wochenschr. 18, 1892.

dass trotz anscheinender anfänglicher Immunisierung eine entgegengesetzte schädliche Reaktion ausgelöst wird, die nach Behring und Kretz, die sie zuerst bei der Tetanusimmunität beobachtet haben, als paradoxe Reaktion bezeichnet wird. Auf ihre biologische Bedeutung ist vor Jahren in dieser Zeitschrift hingewiesen worden. Mit dieser Überempfindlichkeit (Allergie im Sinne von Pirquet, Anaphylaxie) gewinnt der Organismus abermals eine neue Eigenschaft, deren Gewinn für ihn und die Nachkommenschaft insofern noch bedeutsamer ist, als dieser Neuerwerb sich direkt auf das Protoplasma bezieht. Die Phänomene der Anaphylaxie spielen nicht bloß bei der Immunisierung mit Bakterienstoffen, sondern auch bei der Seruminjektion eine große, auch für die Praxis sehr wichtige Rolle. Anaphylaxieerscheinungen sind auch bei der Chlamydozoenimmunität beobachtet worden; wiederholt experimentell vaccinierte Individuen können derart gegen das Vaccine-Variolavirus auch im abgetöteten Zustande anaphylaktisch werden. Anaphylaxie- oder Überempfindlichkeitserscheinungen sind sehr weit verbreitet; die Erscheinungen des Heufiebers, gewisser Säuglingsexantheme, die Überempfindlichkeit gegen Erdbeer-, Krabben-, Crêamgenuss gehören hierher. Manche Individuen, die längere Zeit in tropischen, mückenreichen Gegenden gelebt haben, werden im Laufe der Zeit überempfindlich gegen den Stich dieser Plagegeister. Bruck fasst die Arzneiexantheme als Symptome von Anaphylaxie auf, die von den betreffenden Menschen durch Injektionen seines Serums auf Meerschweinchen übertragbar sind.

Klausner (Übertragung von Antipyrinüberempfindlichkeit auf Meerschweinchen. Münch. med. Wochenschr. 1911, Nr. 3) konnte diese Beobachtungen bestätigen. Auch bei gewissen Dermatosen (*Tinea, Favus* etc.) scheint die Anaphylaxie eine Rolle zu spielen.

Über Vererbbarkeit der Überempfindlichkeit, die naturgemäß für unseren Standpunkt von höchster Wichtigkeit ist, wissen wir leider bis jetzt sehr wenig; in der letzten Zeit wird angegeben, dass es gelungen sei, experimentell von väterlicher Seite her durch Spermatozoen die Anaphylaxie bei kleineren Versuchstieren zu übertragen. Dagegen ist von ärztlicher Seite seit langer Zeit die Möglichkeit der Vererbung des Frühjahrskatarrhs (Heufieber) zugegeben worden. Elliotson[5]) berichtet von einer Dame, die ebenso wie ihr Onkel und Neffe, an Heufieber gelitten hatte, Wyman[6]) sowie Phoebus[7]) heben den „erblichen Charakter“ des Leidens hervor und belegen ihre Annahme durch eine Reihe von Beispielen. —

5) Elliotson, Lond. med. gaz., 1831 u. 1833.
6) Wyman, Autumnal catarrh, New-York 1876.
7) Phoebus, Der typ. Frühsommerkatarrh, Gießen 1862.

Auf die Phänomene der Allergie ist man hauptsächlich durch die experimentelle Pathologie und Therapie, die jetzt im Mittelpunkt der Forschung stehen, aufmerksam gemacht worden und es darf daher nicht wundernehmen, dass wir zunächst nur über schädliche, den Bestand der Art in Frage stellende Faktoren der Überempfindlichkeit unterrichtet worden sind. Es liegt aber absolut kein Grund vor, die Annahme von evolutionären, erhaltenden Momenten der Anaphylaxie von der Hand zu weisen und sie nicht in die Zahl von artbildenden Faktoren aufzunehmen. Darüber kann aber zunächst nur die experimentelle Forschung der nächsten Zukunft die Entscheidung treffen. — Dem aufmerksamen Beobachter dürfte bei flüchtiger Umschau im Tier- und Pflanzenreich das Vorhandensein überempfindlicher Arten nicht entgangen sein; im australischen Busch, dem Scrub, neigen viele Pflanzen zur Erineum- und Gallenbildung und manche rufen in uns die Impression der hinfälligen heimatlichen Pyramidenpappel wach. Vermutlich sind auch die Intumeszenzen der Zweige von *Eucalyptus*, *Acacia pendula* u. a. m. als solche Allergieerscheinungen aufzufassen und wir kommen mit diesen Betrachtungen vielleicht zu einer befriedigenderen Erklärung der externen Nektarien der Pflanzen, als es bis jetzt möglich war. Bei manchen tropischen Passifloren kann man diese Gebilde streckenweise unter den Blättern entfernen, ohne dass sie selbst im Jugendstadium des Blattes regeneriert werden, noch der Zweig dabei irgendwie geschädigt wird. In Samoa werden sie zwar von einer kleinen Ameisenart abgesucht, dieselbe hat aber die Passionsblume gegen keine Feinde zu verteidigen.

In eine analoge biologische Gruppe gehören wohl die „Perldrüsen" einiger *Vitis*-, *Ampelopsis*- und *Cissus*-Arten, die von manchen Autoren als „abnormale" Gebilde bezeichnet werden. Müller-Thurgau[8]) fasst sie als Schutzorgane gegen Insekten auf, Penzig erklärt sie als Futterkörper von Milben. Derartige Überempfindlichkeitsreaktionen des Protoplasmas gewissen Stoffen, Fermenten, überhaupt Schädigungen gegenüber können mit einer Hypertrophie der Zelle verbunden sein und wir gelangen zum Verständnis der *Notommata*-Gallen, der *Vaucheria*, der eigenartigen Bildungen der Siphoneen (*Bryopsis*, *Udotea*) der Kohlrabihäufchen von *Roxites gongylophora* in den Pilzgärten der *Atta*-Ameisen in Südbrasilien etc. Auch das bis jetzt noch nicht vollständig aufgeklärte Thyllenphänomen könnte von diesem Gesichtspunkt aus eine Neubearbeitung erfahren. „Vielleicht bringt uns die Annahme, dass viele von ihnen gleich den früher besprochenen Hypertrophien nichts für die Wohlfahrt des Gesamtorganismus leisten, sondern

8) Müller-Thurgau, Perldrüsen des Weinstocks, Weinbau und Weinhandel, 1890.

als pathologische Bildungen in dem eingangs erörterten Sinne zu betrachten sind, der Wahrheit noch am nächsten" (Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, Fischer, Jena 1903, p. 105). Die Fähigkeit mancher Flagellaten rasch zu verschleimen und Schleimzysten zu bilden (malattia d. mare. Steuer und Cori), das rapide Verschleimen der Haut mancher Holothurien, die Schleimbildung und hohe Zerbrechlichkeit mancher Würmer wie des Palolo dürften als Überempfindlichkeitsreaktionen aufgefasst werden. — Darüber können uns nur weitere Experimente aufklären: mit diesen Zeilen soll nur auf die Wichtigkeit der Anaphylaxieerscheinungen beim Erwerb und bei der Fixierung neuer, plötzlich entstehender Eigenschaften hingewiesen werden — ein eingehendes Studium der anaphylaktischen Schockwirkungen, wie sie aus der experimentellen Pathologie her bekannt sind, kann vielleicht in das mystische Dunkel, das die Genese „plötzlich höchst angepasster" Arten wie der insektenfressenden Pflanzen noch umhüllt, etwas Licht hineinbringen.

Die Organismen setzen sich aus Morpheelementen der Lokomotion, der protektiven Funktionen, der Reproduktion etc. zusammen, die gleichmäßig in mehreren Gattungen vorkommen können. Nun kann der Fall eintreten, dass die Anaphylaxie bei Veränderung der Lebensbedingungen eine Gruppe dieser Morpheelemente in mehreren Gattungen gleichzeitig zur Hypertrophie und zu einer besonderen Distribution veranlasst. Folge davon kann sein, dass dann gleichsam selbe Art zwei oder mehrere Gattungen zu verzeichnen haben. —

Ein Morpheelement dieser Art ist beispielweise der lokomotorische Apparat der Protozoen (Basalkorn und die von ihm gebildeten Achsenstränge der Cilien und entoplasmatische Stützstrukturen); durch eine hypertrophische Ausbildung derselben kann dann der Fall eintreten, dass sowohl bei den Flagellaten als auch bei den Ciliaten gleichgeartete vielgeißelige Formen auftreten. Auf Fälle eines „habituellen Parallelismus" hat im botanischen Sinne, zuerst allerdings von anderen Überlegungen ausgehend, Sachs[9]) die Aufmerksamkeit gelenkt (Kakteen und Euphorbiaceen; *Rosa berberidifolia* und Berberisstrauch; *Geranium triste* und Umbelliferen) und zu ähnlichen Ergebnissen führen die *Euphrasia*-Studien Wettsteins. Von diesem Gesichtspunkte aus könnten wir nun die Annahme Cope's[10]), dass dieselbe Art in mehreren Gattungen sich wiederholt, besser verstehen.

Rabaul, 20. März 1911.

9) J. Sachs, Physiologische Notizen.
10) Cope, A., The Origin of the Tittest. New-York 1887.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. 15. August 1911. № 16 u. 17.

Inhalt: **Monteverde** und **Lubimenko**, Untersuchungen über die Chlorophyllbildung bei den Pflanzen (Schluss). — **Witschi**, Über das Eindringen des Schwanzfadens bei der Befruchtung von Seeigeleiern. — **v. Liebermann**, Beiträge zur Physiologie der Lebensvorgänge (Schluss). — **Kuschakewitsch**, Über die Entwickelung der Spermien bei *Conus mediterraneus* Brug. und *Vermetus gigas* Biv. — **Schmid**, Ein Versuch über die Wärmeempfindlichkeit von *Zoëa*-Larven. — **Schmid**, Über den Heliotropismus von *Cereactis aurantiaca*. — Němec, Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. — Czapek, Über eine Methode zur direkten Bestimmung der Oberflächenspannung der Plasmahaut von Pflanzenzellen. — Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre.

Untersuchungen über die Chlorophyllbildung bei den Pflanzen.

Von **N. Monteverde** und **W. Lubimenko**.

(Schluss).

Nach der Beleuchtung des Präparats sind im ersten Moment im Rot des Spektrums zwei Bänder zu sehen (Fig. 1): das erste ungefähr zwischen λ 700—680, das zweite je nach der Dicke des Präparats zwischen λ 650—630 oder λ 650—625; dieses zweite Band hat nicht die gleiche Intensität auf seiner ganzen Breite, und zwar befindet sich sein dunkelster Teil zwischen λ 650–640. Was das gegenseitige Intensitätsverhältnis dieser beiden Bänder anbelangt, so ist es ziemlich schwer, dasselbe zu bestimmen, da im Spektrum äußerst rasch Veränderungen vorkommen.

Kaum ist das Auge imstande, diese beiden Bänder zu erblicken, so zeigen sich auch schon Veränderungen, die in folgendem bestehen: das erste Band beginnt rasch breiter zu werden und nimmt nur auf der rechten Seite zu; seine Intensität verstärkt sich, aber es fährt noch fort von der linken Seite bis auf λ 700 zu gelangen, sodann verschwindet allmählich der linke Teil zwischen λ 700—680 und das Band nimmt darauf eine beständige Stellung zwischen

λ 680—660 ein. Gleichzeitig mit den Veränderungen des ersten Absorptionsbandes findet eine solche auch bei dem zweiten statt. Sein dunkelster Teil, der sich zwischen λ 650—640 befindet, verblasst rasch und verschwindet vollständig; sein rechter Teil verbreitet sich ein wenig auf der rechten Seite, wird sodann schwächer, bleibt aber noch ziemlich lange zwischen λ 630—620 sichtbar (Fig. 2).

Fast gleichzeitig mit der Verstärkung des Chlorophyllbandes I bemerkt man das Erscheinen der Bänder III und IV. Wenn man den Teil des Spektrums beobachtet, welcher sich zwischen λ 600—550 befindet, so bemerkt man bei der Belichtung des Präparats im ersten Moment keinerlei Absorptionsbänder; jedoch kann man bereits nach 5—10 Sekunden, je nach der Lichtstärke und Dicke des Präparats, das Erscheinen des Bandes IV zwischen λ 565—550 deutlich bemerken (Fig. 3). Später fängt dieses Band an zuzunehmen und gelangt bis auf λ 540. — Unmittelbar nach dem Erscheinen des Bandes IV zeigt sich das Band III zwischen λ 595—580 (Fig. 3). Auf diese Weise kann man nach Verlauf einiger Zeit folgendes Spektrum beobachten: Band I zwischen λ 680—660, Band II — λ 630—620, III — λ 595—580, IV — λ 560—550; die Reihenfolge der Intensität der Bänder ist: I, IV, III, II. Die nächstfolgende Veränderung führt zu einer allmählichen Abschwächung des Bandes II. In diesem Stadium der Umwandlung des Pigments der etiolierten Blätter in Chlorophyll beobachtet man im Spektrum außer den erwähnten vier Bändern noch ein Band zwischen λ 510—480 (Fig. 3); jedoch gelang es uns einstweilen noch nicht, den Moment seiner Entstehung genau festzustellen.

Es muss bemerkt werden, dass nach diesen unseren Beobachtungen das Chlorophyllband IV eine größere Intensität besaß als Band III; in lebenden grünen Blättern erscheint es aber bekanntlich schwächer als das Band III und befindet sich zwischen λ 550—540 (Fig. 4). Wir werden uns bei dieser Erscheinung nicht aufhalten und überlassen die Erklärung dieses Unterschiedes zukünftigen Untersuchungen, jedoch kann sie als direkter Hinweis auf den Umstand dienen, dass das sofort nach Beleuchtung lebender etiolierter Pflanzen entstehende Pigment mit dem Chlorophyll am Licht gewachsener Blätter nicht völlig identisch ist.

Anstatt der Weizenkeimlinge können wir als vorzügliches Objekt für direkte Beobachtung der Chlorophyllbildung im lebenden Gewebe der etiolierten Pflanzen die Kotyledonen etiolierter Luffakeimlinge empfehlen. Zur Beobachtung des Bandes zwischen λ 650—630 genügt es, zwei aufeinander gelegte Kotyledonen zu verwenden; zur Beobachtung des Bandes zwischen λ 700—680 empfiehlt es sich jedoch, 3—4 Kotyledonen übereinander zu legen. In unbeschädigten lebenden Luffakeimlingen unterscheidet sich das erste Produkt der Lichtwirkung vom Chlorophyll ebenfalls durch eine

größere Intensität des Bandes IV im Vergleich zu Band III. Im übrigen geschieht dieser Vorgang bei Luffa auch ganz genau so wie beim Weizen.

Nachdem die Anwesenheit eines besonderen chlorophyllbildenden Pigments bei lebenden etiolierten Pflanzen von uns festgestellt war, wiederholten wir die Beobachtungen an getrockneten etiolierten Weizenkeimlingen. Zu diesem Zweck benutzten wir das Material, in welchem die Chlorophyllbildung fast ohne Beimischung des Protochlorophylls bei der Belichtung stattfinden konnte. Mit der Schere zerkleinerte, trockene etiolierte Keimlinge wurden in flüssiges Paraffin gebracht, was die Herstellung der Präparate sowie auch die Beobachtung im äußersten Rot des Spektrums ganz bedeutend erleichterte. Bei getrockneten wie auch bei lebenden etiolierten Keimlingen bemerkt man im Rot zwei Absorptionsbänder auf denselben Stellen des Spektrums; die weitere Veränderung dieser Bänder und das Auftreten neuer Chlorophyllbänder unter der Wirkung des Lichts geht genau so vor sich wie bei lebenden Pflanzen. Bei eben solchen Keimlingen beobachtet man nach beendeter Umwandlung ein Absorptionsspektrum des Chlorophylls, welches dem Spektrum lebender etiolierter Pflanzen, die einige Zeit der Einwirkung des Lichts ausgesetzt waren, völlig gleichkommt; auch hier war Band IV (λ 565—550) intensiver als Band III (λ 595—580). Der Unterschied besteht nur darin, dass Band II (λ 630—620) nicht vollständig verschwindet, sondern sichtbar bleibt, gleichviel wie lange auch die Beleuchtung dauerte. Dieses nicht verschwindende Band gehört den Spuren des primären Pigments an, welche sich noch vor der Belichtung während des Trocknens in Protochlorophyll umwandelten.

Indem wir die Wichtigkeit der eben beschriebenen Tatsachen in Betracht zogen, wiederholten wir unsere Beobachtungen mehrmals sowohl an lebenden, als auch an trockenen Weizen- und Luffakeimlingen. Auf Grund aller dieser Tatsachen müssen wir zu dem Schluss kommen, dass etiolierte Pflanzen, die nicht fähig sind, im Dunkeln zu ergrünen, in Abwesenheit des Lichts ein besonderes Pigment bilden, welches durch sein Absorptionsspektrum dem Chlorophyll ziemlich nahe steht; dies Pigment unterliegt sodann bei Lichtwirkung nur einer gewissen Veränderung und als deren Resultat entsteht eben Chlorophyll oder vielleicht ein ihm sehr nahe stehendes Pigment. Auf diese Weise stellen die im Dunkeln ergrünenden sowie die hierzu unfähigen Pflanzen vom Standpunkt der Chlorophyllbildung nicht den scharfen Unterschied dar, welchen man auf Grund ihres verschiedenen Verhaltens zum Licht annehmen könnte. Beide Pflanzentypen bilden im Dunkeln aus einem farblosen Chromogen ein Pigment, welches wir vorläufig Chlorophyllogen nennen werden. Die weitere Veränderung dieses äußerst labilen

Pigments führt dahin, dass es sich in eine mehr stabile Form — das Chlorophyll — umwandelt[7]). Der Unterschied zwischen beiden Pflanzentypen besteht nur darin, dass in einem Falle die Umwandlung des Chlorophyllogens in Chlorophyll den Lichtzutritt erfordert, während sie im anderen ausschließlich unter der Wirkung chemischer Agenzien der lebenden Zelle stattfinden kann.

Wir haben schon früher gesagt, dass sich das Chlorophyllogen der im Dunkeln nicht ergrünenden Pflanzen unter der Einwirkung höchst mannigfaltiger Stoffe in das Protochlorophyll umwandeln kann. Daher können wir über die Anwesenheit des Chlorophyllogens in denjenigen Fällen urteilen, wo eine direkte Beobachtung seines Absorptionsspektrums unmöglich ist, und zwar nach der Protochlorophyllbildung bei der Einwirkung solcher Lösungsmittel wie Alkohol, Schwefeläther etc. Wie bekannt, gelingt es nicht, die Anwesenheit des Protochlorophylls bei Keimlingen der im Dunkeln ergrünenden Pflanzen unmittelbar zu konstatieren; dieser Umstand spricht scheinbar gegen unsere Verallgemeinerung, dass das von uns entdeckte Chlorophyllogen ein Zwischenstadium der Chlorophyllbildung für alle grünen Pflanzen sei. In einigen Fällen kann man jedoch die Anwesenheit des Protochlorophylls sogar bei solchen typischen Vertretern von im Dunkeln ergrünenden Pflanzen feststellen, wie z. B. bei Nadelhölzern. So kann man nach unseren Beobachtungen[8]) in Keimlingen von *Larix europaea* und *Thuja occidentalis*, die im Dunkeln erzogen wurden, nach ihrer Behandlung mit Alkohol neben dem Chlorophyll auch das Vorhandensein von Protochlorophyll konstatieren. Diese Tatsache weist darauf hin, dass die Umwandlung des Chlorophyllogens in Chlorophyll in einigen Fällen unter dem Einfluss unbekannter Ursachen zurückgehalten wird, was auch die Möglichkeit gewährt, seine Anwesenheit durch sein Derivat — das Protochlorophyll — aufzufinden. Für uns gibt diese Tatsache gleichzeitig einen wichtigen qualitativen Hinweis zu-

7) Es ist interessant zu bemerken, dass die Umwandlung des Chlorophyllogens in Chlorophyll am schnellsten in roten Strahlen vor sich geht, wo sich auch die Absorptionsbänder des Chlorophyllogens befinden. Als Beispiel führen wir hier nur einen Versuch an, da eine besondere Abhandlung von uns über diese Frage erscheinen wird. Es wurden vier Portionen von je acht Kotyledonen der Sonnenblume genommen. Beleuchtet wurde mit einer Spiritusglühlampe (Sinumbra) durch farbige Gläser 15 Minuten lang bei größter Lichtstärke und 50 cm Abstand. Die Temperatur betrug 16° C. Für die nach Beendigung des Versuchs bereiteten alkoholischen Auszüge ergab sich, dass hinter rotem und orangem Glas die Chlorophyllmenge das Protochlorophyllquantum fast um das Vierfache übertraf; hinter grünem Glas wurde nur Protochlorophyll gefunden, und hinter blauem — Protochlorophyll und Spuren von Chlorophyll. Auf die farbigen Lichtstrahlen, welche durch diese farbigen Gläser durchgelassen wurden, wird in der weiteren Erörterung dieser Abhandlung hingewiesen werden.

8) N. Monteverde und W. Lubimenko, l. c., p. 28.

gunsten der Allgemeinheit derjenigen Stadien, welche die Chlorophyllbildung bei grünen Pflanzen durchmacht.

Das von uns entdeckte Chlorophyllogen gehört scheinbar zu der Gruppe labiler Pigmente, auf welche wir bei Untersuchungen der inneren Samenhülle der Cucurbitaceen gestoßen sind. Diese Familie besitzt gegenüber anderen grünen Pflanzen die eigentümliche Eigenschaft, dass die Anhäufung von Protochlorophyll bei ihren Vertretern die Möglichkeit gibt, dieses Pigment mit der gleichen Bequemlichkeit wie das Chlorophyll zu studieren. Augenblicklich verfügen wir über eine genügende Anzahl Beobachtungen, um eine vollständige Übersicht derjenigen bemerkenswerten Umwandlungen zu geben, welchen der Grundstoff — Chlorophyllogen, je nach der Entwickelung und Reife der inneren Samenhülle der Cucurbitaceen, unterworfen ist.

In unserer oben erwähnten Abhandlung wiesen wir bereits darauf hin, dass die Plastiden der inneren Samenhülle bei Cucurbitaceen neben Protochlorophyll auch noch Chlorophyll enthalten können. Unsere Beobachtungen nach dieser Richtung hin wurden früher dadurch erschwert, dass es uns nicht gelang, das notwendige Material der sukzessiven Stadien der Samenentwickelung, angefangen vom Moment des Auftretens dieses Pigments in den Hüllen, zu erhalten. Da man zu derartigen Beobachtungen stets frisches Material haben muss, machten wir unsere weiteren Versuche im botanischen Laboratorium des Kaiserlichen Gartens von Nikita, dessen klimatischen Verhältnisse die Kultur einer ganzen Reihe tropischer und subtropischer Cucurbitaceen im Freien gestatten. Wir hatten nun auf diese Weise die Möglichkeit, über eine genügende Menge frischen Materials zu verfügen, dessen Studium uns auch ein sehr verwickeltes Bild der Chlorophyllogenumwandlungen bot.

Als Hauptobjekte für unsere Beobachtungen dienten die Samen einiger Arten von *Luffa*, *Trichosanthes*, *Momordica*, *Cucurbita* und *Bryonopsis*. Bei diesen Pflanzen lassen nämlich in der Periode der Samenentwickelung, wo in ihrer inneren Hülle das grüne Pigment auftritt, die Früchte genügend Licht für die Chlorophyllbildung durch, und die Untersuchung zeigt tatsächlich, dass sich in den Plastiden der Samenhülle Chlorophyll befindet. Sodann beobachtet man, je nach der Entwickelung der Samen, das Auftreten des Protochlorophylls. Anfangs tritt dieses Pigment nur als unbedeutende Beimischung zum Chlorophyll auf, später nimmt seine Menge rasch zu. Zu gleicher Zeit vermindert sich die Chlorophyllmenge allmählich bis zu ihrem vollständigen Verschwinden. Höchst interessant ist der Umstand, dass einige Cucurbitaceen, z. B. *Bryonopsis*, unfähig sind, in ihrer inneren Samenhülle Protochlorophyll anzuhäufen. In diesem Falle vollzieht sich das Auftreten des Chloro-

phylls und sein allmähliches Verschwinden, je nach der Samenreife, auf gewöhnliche Art, wie bei vielen anderen Pflanzen, in deren Keimlingen sich Chlorophyll bildet. Bei einigen Cucurbitaceen, z. B. bei *Trichosanthes*, findet eine reichliche Anhäufung von Protochlorophyll statt, während ein vollständiges Verschwinden des Chlorophylls nicht beobachtet werden kann; eine Beimischung dieses letzteren kann man oft in den Hüllen völlig ausgereifter Samen feststellen. In den Luffasamen aber verschwindet das Chlorophyll mit der Samenreife vollständig. Was den Kürbis anbelangt, so bildet er einen Übergangstypus: in einigen Fällen beobachtet man in den Hüllen seiner reifen Samen eine mehr oder minder große Beimischung von Chlorophyll zum Protochlorophyll, in anderen Fällen dagegen fehlt das Chlorophyll vollständig.

Auf Grund dieser Tatsachen können wir folgenden Schluss ziehen. Die Bildung und Anhäufung des Chlorophylls in jungen Samen von Cucurbitaceen geht genau so vor sich wie bei vielen anderen Pflanzen; mit der Reife der Samen vermindert sich bei Cucurbitaceen, wie auch bei anderen Pflanzen, die Chlorophyllmenge und zwar im Zusammenhange mit einigen nicht näher bekannten physiologischen Bedingungen der Samenreife. In einigen Fällen kann die Verminderung bis zum vollständigen Verschwinden dieses Pigments gehen, in anderen aber bleibt ein Teil erhalten. Neben dieser gewöhnlichen Erscheinung besitzen die Samen von Cucurbitaceen die bemerkenswerte Eigentümlichkeit, dass eine Umwandlung des Chlorophyllogens in Protochlorophyll in ihren lebenden Plastiden stattfindet. Wie wir bereits früher sagten, ergibt sich letzteres als ein Derivat des Chlorophyllogens, das sich bei anderen untersuchten Pflanzen nur beim Absterben der lebenden Zelle bildet. Dieses Derivat häuft sich jedoch in den Plastiden der Samenhülle von Cucurbitaceen während derjenigen Periode in bedeutender Menge an, wo die Zellen noch vollständige Lebensfähigkeit besitzen. Auf diese Weise verwirklichen sich in den lebenden Zellen der inneren Samenhülle der Cucurbitaceen die Bedingungen, bei denen das Chlorophyllogen zweierlei Umwandlung erleidet, einerseits in Chlorophyll, andererseits in Protochlorophyll. Dass sich das Protochlorophyll tatsächlich in lebendem Gewebe anhäuft, davon kann man sich leicht durch eine direkte spektroskopische Untersuchung der lebenden Samenhüllen überzeugen. Als besonders günstiges Objekt zu einer solchen Beobachtung erscheinen die Samenhüllen von Luffa und dem Kürbis.

Wie die mikroskopische Beobachtung zeigt, enthalten die Plastiden der Samenhüllen von Luffa während dem Auftreten von Protochlorophyll eine große Menge von Stärke und besitzen eine hellgrüne Färbung. In der nachfolgenden Periode der Samenentwickelung verlieren die Plastiden der inneren Samenhülle allmäh-

lich die Stärke, vermindern sich bedeutend im Umfang und nehmen eine braungrüne Färbung an. Die spektroskopische Untersuchung solcher Hüllen zeigt, dass in ihnen das Protochlorophyll eine Umwandlung in dasjenige Pigment zu erleiden beginnt, das in unserer veröffentlichten Abhandlung von uns vorläufig Chlorophyllogen genannt wurde[9]). Der Umwandlungsprozess des Protochlorophylls findet allmählich statt und beginnt vom Funiculus nach dem Scheitel des Samens zu. Eine mikroskopische Untersuchung der Hüllen in dieser Periode zeigt, dass, während in den dem Funiculus zunächst liegenden Hüllenteilen alle Plastiden bereits ein bräunliche Färbung angenommen haben, in den dem Scheitel des Samens zunächst liegenden Teilen noch eine bedeutende Menge grüner, mit Stärke angefüllter Plastiden beobachtet werden kann. Das braungrüne Pigment wird, wie bereits in unserer Abhandlung bemerkt wurde, durch das Absorptionsband I charakterisiert; dieses Band befindet sich im Rot des Spektrums und fällt fast zusammen mit dem Bande I des Chlorophylls. Wenn man Samenhüllen von Luffa, in denen die Umbildung des Protochlorophylls in das braungrüne Pigment noch nicht beendet war, spektroskopisch untersucht, so kann man sehen, dass sich das Verhältnis der Intensität zwischen dem Band I des Protochlorophyllderivats und dem ersten Protochlorophyllband, welches sich zwischen λ 640—620 befindet (Fig. 5), folgendermaßen verändert: in dem dem Funiculus zunächst liegenden Hüllenteile ist das Protochlorophyllband sehr schwach ausgebildet, während das Band I des braungrünen Derivats äußerst intensiv ist; dagegen beobachtet man in den dem Samenscheitel zunächst liegenden Teilen in der Intensität dieser Bänder ein umgekehrtes Verhältnis.

In der nachfolgenden Periode der Samenreife kommt die Umbildung des Protochlorophylls in das braungrüne Pigment oft zum Abschluss, so dass in den Hüllen völlig reifer Samen folgendes Spektrum beobachtet werden kann (Fig. 6).

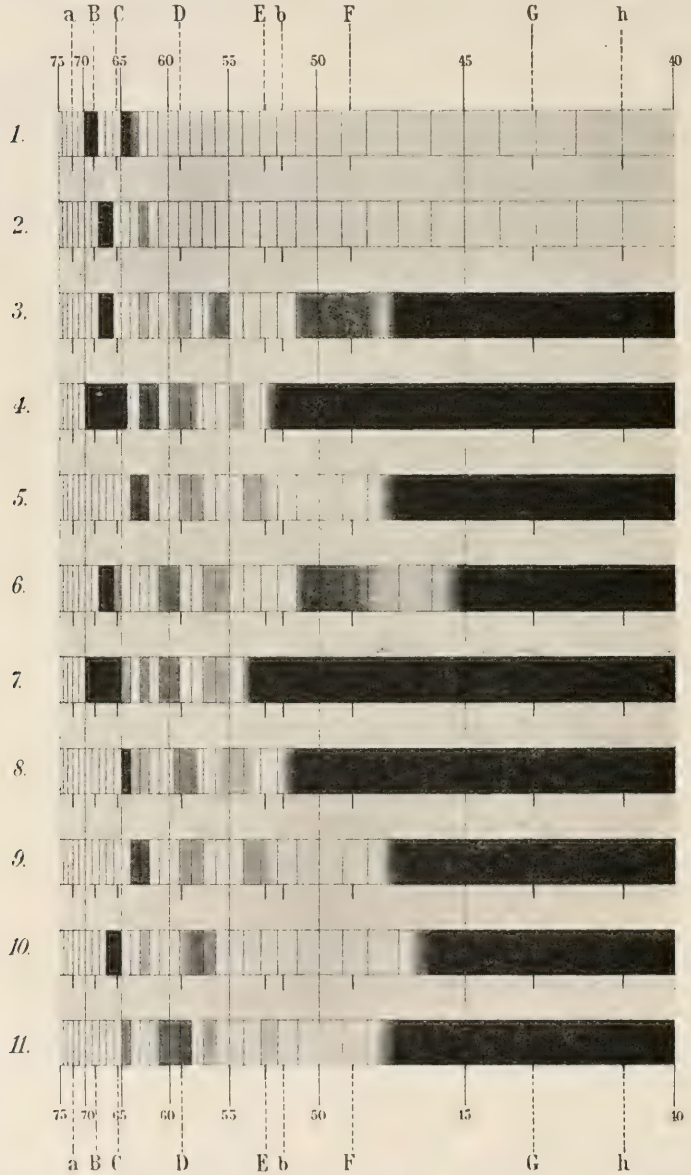
Anzahl der übereinandergelegten Samenhüllen	Band I	Band II	Band III	Band IV	Endabsorption
2 oder 3	680—660(650)[10])	610—590	570—550	510—480	von 450 an
4	680—650(630)	610—580	570—550	520—475	„ 460 „
5	690—645(625)	610—580	570—550		„ 520 „
7	690—640(620)	610—680	570—550		„ 530 „

Nach der Intensität gruppieren sich die Bänder in folgender Reihenfolge, angefangen mit der größten Intensität: I, IV, II, III.

9) N. Monteverde und W. Lubimenko, l. c., p. 39 u. 43.

10) Die in Klammern angegebenen Zahlen zeigen, bis zu welcher Teilung der minder dunkle Teil des Bandes geht.

Häufiger jedoch gelangt die Umbildung nicht bis zum Ende und man beobachtet in den reifen Samenhüllen neben dem braungrünen Pigment eine größere oder kleinere Beimischung von Proto-



chlorophyll. Es muss bemerkt werden, dass das Auftreten des braungrünen Pigments, welches wir im weiteren „Derivat α“ nennen werden, vor dem Absterben der Hüllenzellen stattfindet; eine geringe Beimischung des Pigments α zum Protochlorophyll beobachtet

man noch in derjenigen Periode, wo die Plastiden der Samenhüllen eine ziemlich bedeutende Stärkemenge enthalten; und sogar dann, wenn die Plastiden, infolge der reichlichen Bildung des Derivats α, ein braungrüne Färbung annehmen, zeigt die mikroskopische Beobachtung, dass die Zellen noch am Leben bleiben. Folglich darf man das Auftreten des beschriebenen Derivats nicht als eine postmortale Erscheinung betrachten. Offenbar haben wir hier eine Veränderung der physiologischen Bedingungen im inneren Leben der Zelle vor uns, bei welcher scheinbar eine umgekehrte Reaktion stattfindet — und zwar die Umbildung des Protochlorophylls in einen Stoff, der nach dem Absorptionsspektrum dem von uns entdeckten Chlorophyllogen etiolierter Pflanzen äußerst nahe zu stehen kommt.

Besonders charakteristisch ist, dass das braungrüne Protochlorophyllderivat einen äußerst labilen Stoff darstellt. Alle unsere Bestrebungen, dasselbe in Lösung aus trokenen oder frischen Samenhüllen von Luffa zu gewinnen, hatten bisher keinen Erfolg. Unter der Wirkung der verschiedensten Lösungsmittel auf trockene oder frische Hüllen, in denen die Umwandlung des Protochlorophylls in das Derivat α stattgefunden hatte, bekamen wir in der Lösung nur Protochlorophyll. Ein Zurückverwandeln des beschriebenen Derivats in Protochlorophyll kann man durch leichtes Erwärmen des Präparats auf einer Spirituslampe hervorrufen, wobei die braungrüne Farbe der Hüllen in eine hellgrüne übergeht. Von allen geprüften Lösungsmitteln ist sogar das am meisten indifferente flüssige Paraffin nicht imstande, das braungrüne Pigment unverändert auszuziehen. Wenn man reife Samenhüllen von Luffa nimmt, in denen eine vorhergehende spektroskopische Untersuchung nur die Anwesenheit des Derivats α anzeigt und sie sodann in einem Mörser mit flüssigem Paraffin zerreibt, so färbt sich letzteres grünlichbraun. Nach dem Filtrieren durch einen Papierfilter erhält man eine opalisierende Flüssigkeit mit folgenden Absorptionsbändern in der linken Hälfte des Spektrums (Fig. 7):

I	II	III	IV	Endabsorption
700—650 (640)	630—620	610—590	575—550	von 535 an

Bei der Betrachtung einer dünneren Flüssigkeitsschicht liegt Band I zwischen λ 680—660. Die Intensität der Streifen vermindert sich in nachstehender Folgenreihe: I, III, II, IV. Es ist leicht zu sehen, dass das Band II dieses Spektrums dem Protochlorophyll angehört. Die Intensität dieses Bandes verändert sich in Abhängigkeit von der Energie, mit der das Zerreiben der Hüllen vorgenommen wird: je vorsichtiger das Zerreiben ausgeführt wird, desto schwächer ist die Intensität des Bandes II, und umgekehrt. Wenn man sodann zu einer solchen Pseudolösung des braungrünen Pigments (in Paraffin) Alkohol hinzufügt, oder die Flüssigkeit auf einer

Spirituslampe leicht anwärmt, so nimmt die Lösung eine grüne Farbe an und zeigt unter dem Spektroskop das typische Absorptionsspektrum des Protochlorophylls, wobei Band I des Derivats α spurlos verschwindet.

Somit finden wir in den Hüllen reifer Luffasamen entweder das soeben beschriebene braungrüne Derivat des Protochlorophylls oder ein Gemisch beider Pigmente in verschiedenen Verhältnissen der Zusammensetzung. Dieselben Erscheinungen beobachtet man auch in den Samenhüllen beim Kürbis, jedoch mit dem Unterschiede, dass hier das Zurückverwandeln des Protochlorophylls noch ein Stadium durchmacht und ein neues Produkt liefert. Das für das braungrüne Protochlorophyllderivat typische Absorptionsspektrum kann man hier nur in den Hüllen nicht völlig reifer Samen beobachten, und zwar in der Zeit, wo ihre Gewebe noch alle Merkmale der Lebensfähigkeit besitzen. Nach beendeter Samenreife zeigt aber ihre innere Hülle folgendes Absorptionsspektrum:

I	II	III	Endabsorption
650—640 (620)	600—570	550—530	von 510 an

Band I ist am intensivsten; es besteht aus einem schmalen dunkeln Teil (zwischen λ 650—640), an welchem rechts ein breiterer (zwischen λ 640—620), aber bedeutend weniger dunkler Teil grenzt. Band III ist das schwächste. Dies neue Protochlorophyllderivat, welches wir „Derivat β“ nennen werden, kann man auch in den Samenhüllen von Luffa erhalten. Zu diesem Zwecke genügt es, die Samenhüllen, welche ein Gemisch von Protochlorophyll und Derivat α enthalten, über Schwefelsäure in einem Exsikkator zu trocknen, in dem die Luft durch Kohlensäure ersetzt wurde. Eine direkte spektroskopische Untersuchung solcher Hüllen zeigte nur die Anwesenheit dieses neuen Derivats, welches wir Derivat β nannten. Offenbar erfolgt in den Geweben der Kürbissamenhüllen eine neue Veränderung, welche eine weitere Umbildung des Protochlorophylls hervorruft; in Luffasamen jedoch, die unter normalen Bedingungen gereift waren, entsteht dieses neue Umwandlungsstadium des Pigments nicht.

Ähnlich dem Derivat α ist das Derivat β ein äußerst unbeständiger Stoff. Bei Behandlung trockener oder frischer Kürbissamenhüllen, die das Derivat β enthalten, mit den verschiedensten Lösungsmitteln, erhält man immer in der Lösung Protochlorophyll. Eine Ausnahme bildet in dieser Hinsicht nur die Behandlung mit flüssigem Paraffin. Wenn man in einer Atmosphäre von CO_2 getrocknete, das Derivat β enthaltende Luffasamenhüllen nimmt und sie im Mörser mit flüssigem Paraffin zerreibt, so erhält man nach dem Filtrieren eine vollständig durchsichtige gelblichgrüne Lösung, mit einem Stich ins goldige. Diese Lösung zeigt bei spektro-

skopischer Untersuchung dasselbe Absorptionsspektrum (Fig. 8), wie bei den Hüllen, welche das Derivat β enthalten:

I	II	III	Endabsorption
650—640 (620)	595—575	555—535	von 520 an

Wir wollen nun ein allgemeines Bild der Entwickelung des grünen Pigments der Plastiden der Samenhüllen bei den Cucurbitaceen geben.

Wie im grünen Gewebe anderer Pflanzen, so tritt auch in den Samenhüllen der Cucurbitaceen, Chlorophyllogen auf, welches sich unter dem Einfluss des Lichts in Chlorophyll verwandelt und in größeren oder kleineren Mengen in den Plastiden anhäuft. Wenn man das Absorptionsspektrum eines alkoholischen Auszuges aus den Hüllen der im Anfangsstadium der Entwickelung sich befindlichen Samen mit dem Absorptionsspektrum eines Auszuges grüner Blätter vergleicht, so stellt sich heraus, dass sie völlig identisch sind. Später wird mit der Entwickelung der Samen auch die Chlorophyllbildung aufgehalten und der früher angehäufte Vorrat unterliegt einer mehr oder minder großen Reduktion. Inzwischen geht die Bildung des Chlorophyllogens weiter vor sich, doch entsteht aus ihm wegen der veränderten Bedingungen nicht mehr Chlorophyll, sondern Protochlorophyll, und es gibt in der Entwickelungsgeschichte der Hülle einen Moment, wo diese stabilen Chlorophyllogenprodukte in den lebenden Plastiden gleichzeitig vorhanden sind. In der nachfolgenden Entwickelungsperiode beobachtet man im inneren physiologischen Leben der Zelle eine neue Veränderung, welche zur Bildung und Anhäufung neuer Derivate des Chlorophyllogens in Gestalt der Protochlorophyllderivate α und β führen. Eine wesentliche Eigentümlichkeit dieser Pigmente besteht darin, dass sie ungewöhnlich leicht in Protochlorophyll, aber nicht in Chlorophyll übergehen.

Indem wir die charakteristische Eigentümlichkeit der Cucurbitaceen, welche im lebenden Gewebe eine große Menge Protochlorophyll anhäufen, in Betracht zogen, erschien es interessant zu verfolgen, was für eine Rolle hier das Licht spielt. Durch einfache Experimente versuchten wir uns vorerst davon zu überzeugen, in welchem Grade die Protochlorophyllbildung bei jungen sich entwickelnden Cucurbitaceensamen vom Licht abhängt. Zu diesem Zwecke steckten wir ganz junge Luffafrüchte, in deren Samen noch keine Pigmente vorhanden waren, in Säckchen aus schwarzem, fast kein Licht durchlassenden Stoff. Durch eine Untersuchung der Samen solcher Früchte in verschiedenen Entwickelungsstadien überzeugten wir uns davon, dass eine Chlorophyllbildung unter diesen Bedingungen nicht stattfindet. Von Anbeginn des Auftretens des Pigments in den Samenhüllen enthielten die Plastiden nur Protochlorophyll. Die weitere Veränderung des Protochlorophylls, und zwar

das Auftreten des Pigments *a* geht hier genau so vor sich wie in den Samen der Früchte, die dem Licht ausgesetzt waren. Hieraus ist ersichtlich, dass die Umwandlung des Protochlorophylls in das Pigment *a* nicht von der Lichtwirkung abhängt.

Auf den ersten Blick könnte es nun scheinen, dass sich die Lichtdurchlässigkeit der Fruchtwand mit der Entwickelung der Frucht vermindere; folglich könnte die Protochlorophyllanhäufung in den Samenhüllen der Cucurbitaceen durch die Abwesenheit des Lichts erklärt werden Um diese Annahme zu prüfen, machten wir folgenden Versuch. In einem dunklen Zimmer wurden Luffasamen zum Keimen gebracht und die Kotyledonen dieser Keimlinge in das Fleisch lebender, in verschiedenen Stadien der Entwickelung befindlicher Luffafrüchte gebracht. Natürlich mussten hierbei mit dem Rasiermesser tiefe Einschnitte an den Früchten gemacht werden, um die Kotyledonen der gekeimten Samen auf die Stellen des Fruchtfleisches zu bringen, wo sich die Samen befanden. Die so behandelten Früchte wurden darauf mit einem Faden umwunden, um die Schnittflächen zusammen zu schließen. Da die Ränder der Einschnitte hierbei dennoch auseinander gehen konnten, wurden die Schnittflächen mit Staniolstreifen bedeckt, um das Innere der Frucht vor dem event. Eintritt des Lichts zu schützen. Selbstverständlich wurden alle diese Manipulationen im dunklen Zimmer ausgeführt. Die auf diese Weise behandelten Früchte wurden sodann an das Sonnenlicht gebracht und diesem während 3 Tage ausgesetzt. Nach Beendigung des Versuchs wurden die Kotyledonen im dunklen Zimmer aus den Früchten herausgenommen und daselbst, nachdem sie sorgfältig mit Wasser gewaschen waren, mit Alkohol behandelt; hierbei wurde in den Auszügen überall die Anwesenheit von Chlorophyll entdeckt. Da zu den Versuchen sechs Früchte im sukzessiven Entwickelungsstadium (fast bis zur Reife) genommen worden waren, so können wir den Schluss ziehen, dass die Fruchtwand stets eine zur Chlorophyllbildung genügende Lichtmenge durchlässt. Weil wir jedoch nur einen einzigen Versuch in dieser Richtung gemacht haben, enthalten wir uns einstweilen eines endgültigen Urteils. Das Vorhandensein des Chlorophylls im Fleisch der Luffafrüchte, sowie die Ergebnisse unseres Versuchs veranlassen uns, desungeachtet zu vermuten, dass die Anhäufung des Protochlorophylls in den Samenhüllen nicht infolge von Lichtmangel stattfand, sondern unter dem Einfluss nicht näher bekannter physiologischer Bedingungen des Zellenlebens. Höchstwahrscheinlich erleidet das Chlorophyllogen in diesem Falle dieselbe Umwandlung, welche wir in etiolierten Pflanzen unter dem Einfluss verschiedener chemischer Agenzien beobachten.

Auf Grund obiger Auseinandersetzungen kommen wir zu dem Schluss, dass lebende Plastiden grüner Pflanzen fähig sind, zwei

verschiedene grüne Pigmente — Chlorophyll und Protochlorophyll — anzuhäufen. Beide sind ziemlich stabil, letzteres ist jedoch beständiger. Beide Pigmente entstehen aus einem dritten, das wir Chlorophyllogen nannten. Dieses unterscheidet sich von seinen Derivaten — dem Chlorophyll und Protochlorophyll — dadurch, dass es ein äußerst labiler Stoff ist. Unter dem Einfluss des Lichts verwandelt er sich ungemein rasch in Chlorophyll, dagegen geht er bei der Wirkung verschiedener chemischer Agenzien in Protochlorophyll über. Die Umwandlung des Chlorophyllogens kann auch in Abwesenheit des Lichts, und zwar unter dem Einflusse einiger unbekannter Stoffe stattfinden, die von den im Dunkeln ergrünenden Pflanzen erzeugt werden.

Da das Chlorophyll und das Protochlorophyll Derivate eines und desselben Stoffes darstellen, ist es interessant, beide zu vergleichen. Ohne Zweifel steht das Protochlorophyll dem Chlorophyll sehr nahe, denn das beweist schon sein Absorptionsspektrum. Was das Verhältnis dieses Pigments zu den Lösungsmitteln anbelangt, desgleichen zur Wirkung von Säuren und Alkalien, so beobachtet man auch hier seine große Ähnlichkeit mit dem Chlorophyll. Bezüglich der Lichtwirkung erweist sich das Protochlorophyll beständiger wie das Chlorophyll. Seine Zersetzung unter dem Einflusse des Lichts geht bedeutend langsamer vor sich; wir überzeugten uns davon durch direkte vergleichende Versuche. Die zerstörende Wirkung des Lichts äußert sich nur in Anwesenheit des Sauerstoffes der Luft; die in ein Reagenzgläschen eingeschlossene alkoholische Protochlorophyllösung erleidet keinerlei bemerkbare Veränderung, wenn die Luft durch Kohlensäure ersetzt wird, selbst dann, wenn sie auch längere Zeit von den direkten Sonnenstrahlen belichtet werden würde.

Als Produkt der Veränderung des Protochlorophylls unter dem Einflusse des Lichts und in Anwesenheit von Sauerstoff erscheint das Protochlorophyllan, ein schmutziggrünes Pigment, welches in seiner Farbe dem Chlorophyllan ähnlich ist. Das Absorptionsspektrum des Protochlorophyllans gaben wir bereits in der oben zitierten Abhandlung und halten uns daher bei ihm nicht weiter auf. Was den Einfluss verschiedener farbiger Strahlen des Spektrums auf die Zerstörung des Protochlorophylls anbelangt, so unterliegt letzteres dem allgemeinen Gesetz, und zwar geht die Zersetzung in denjenigen Strahlen am schnellsten vor sich, die vom Pigment am stärksten absorbiert werden. Nach dieser Richtung machten wir einige Versuche mit alkoholischen Auszügen des Protochlorophylls. Um einzelne Gruppen der farbigen Strahlen isolieren zu können, benutzten wir als Lichtfilter farbige Glasscheiben. Wir wählten zu unseren Versuchen Scheiben, die folgende Gruppen von Strahlen durchließen: die rote Scheibe — zwischen λ (710) 690—610

(600)[11]), die orange — zwischen λ (680) 660—570 (540), die grüne — zwischen λ (575) 570—485 (480), die blaue — zwischen λ 730—700 (690) und zwischen λ (495) 480—405. Rotes Glas lässt also die Strahlen desjenigen Teils des Spektrums durch, in welchem man das erste Band des Protochlorophylls (zwischen λ 640—620) beobachtet; orangefarbiges Glas — diejenigen, wo sich das erste und das zweite (zwischen λ 590—570) Band befinden; grünes Glas — die Strahlen, wo das dritte Band zwischen λ 540—525 liegt, und blaues Glas lässt die Strahlen desjenigen Teiles durch, in dem man das vierte Band (zwischen λ 450—430) beobachtet.

Die Dichte der farbigen Glasscheiben wurde so gewählt, dass die Gruppen der durchdringenden Strahlen gleiche Intensitäten besaßen. Diese Auswahl wurde mit Hilfe eines besonderen Apparates ausgeführt, welcher an das Spektrophotometer von Arsonval erinnert. Die alkoholischen Auszüge des Protochlorophylls wurden in flache Glasbehälter gebracht und darauf so an die Sonne gestellt, dass ihre Strahlen senkrecht zur vorderen Fläche der Behälter einfielen. Den Beginn der Protochlorophyllbildung konnte man an der Farbenveränderung der Lösung, sowie auch durch direkte spektroskopische Beobachtungen bestimmen. Als Resultat dieser Versuche erwies sich, dass die Bildung des Protochlorophyllans vorerst in den Strahlen auftritt, welche vom blauen Glas durchgelassen werden und dem vierten Band (λ 450—430) des Protochlorophylls entsprechen; sodann vermindert sich die Geschwindigkeit der Protochlorophyllanbildung sukzessive und zwar von den Strahlen beginnend, die das orange, rote und das grüne Glas durchlassen. Die Zersetzung des Protochlorophylls findet also am schnellsten im blauen und am langsamsten im grünen Lichte statt. In dieser Hinsicht unterscheidet sich das Protochlorophyll im Vergleich zum Chlorophyll dadurch, dass für ersteres die blauen Strahlen die aktivsten sind und nicht die roten, wie für das Chlorophyll. Aus weiteren Versuchen erwies sich, dass die Zersetzung in blauen Strahlen am schnellsten vor sich geht, selbst in dem Falle, wo die Intensität des blauen Lichts im Vergleich zu der des roten ums zweifache vermindert wurde.

Es muss noch eine interessante Tatsache bezüglich der Wirkung des Lichts auf das Protochlorophyll erwähnt werden. In einer unserer früheren Abhandlungen[12]) hatten wir Gelegenheit darauf hinzuweisen, dass das in lebenden Plastiden befindliche Protochlorophyll unter dem Einflusse des Lichts nicht in Chlorophyll übergeht. Indessen kann man, wenn man eine sehr konzentrierte alkoholische Protochlorophyllösung nimmt und sie $^1/_2$—1 Stunde einer Belich-

11) Die in Klammern angegebenen Zahlen zeigen, bis zu welcher Teilung die partielle Verdunklung der durchgehenden Strahlen reicht.

12) N. Monteverde und W. Lubimenko, l. c., p. 37 u. 43.

tung durch direkte Sonnenstrahlen aussetzt, in ihr neben dem typischen Protochlorophyllspektrum noch die Anwesenheit eines schwachen Absorptionsbandes zwischen λ 680—660 entdecken (Fig. 9). Das Auftreten dieses Bandes kann man auch in trockenen inneren Hüllen der Luffasamen beobachten, die an die Sonne gestellt und darauf mit Alkohol behandelt wurden.

Von anderen Derivaten des Protochlorophylls werden wir hier nur zwei erwähnen. Wenn man die Barytverbindung [13]) des Protochlorophylls mit starker Salzsäure behandelt, so erhält man ein labiles Derivat von grüner Färbung mit einem charakteristischen Absorptionsbande, welches sich zwischen λ 670—650 befindet (Fig. 10), d. h. auf derselben Stelle, wo man das Band I des Chlorophylls wahrnimmt. Dieses Derivat ist jedoch unbeständig und das Band I verschwindet nach kürzerer oder längerer Zeit spurlos.

Ein zweites interessantes Derivat des Protochlorophylls bildet sich unter dem Einflusse des Lichts auf Protochlorophyllan, welches durch die Wirkung von 2% Salzsäure auf den alkoholischen Auszug des Protochlorophylls der inneren Samenhüllen von Luffa gewonnen wurde. Bei der Behandlung mit direkten Sonnenstrahlen erhält die bräunlichgrüne Lösung dieses Protochlorophyllans eine smaragdgrüne Färbung und in seinem Absorptionsspektrum erscheint ein neues Band zwischen λ 650—640 (Fig. 11), während das Protochlorophyllanband zwischen λ 640—630 verschwindet. Dieses Derivat ist dadurch bemerkenswert, dass es gegen die Lichtwirkung äußerst stabil ist; selbst bei Beleuchtung einer schwachen Lösung mit direkten Sonnenstrahlen im Laufe mehrerer Tage entfärbt es sich nicht.

Obwohl unsere Untersuchungen über das Protochlorophyll noch durchaus nicht beendet sind, so zeigen die bereits von uns gesammelten Tatsachen, dass das Studium dieses Pigments für die Chemie des Chlorophylls große Dienste leisten kann.

Was die physiologische Rolle des sich in großen Mengen in den Samenhüllen der Cucurbitaceen anhäufenden Protochlorophylls anbelangt, so bleibt dieselbe vorläufig noch unaufgeklärt. Versuche, die gemacht wurden, um festzustellen, ob das Protochlorophyll nicht vielleicht das Chlorophyll in der Photosynthese ersetzen könnte, gaben nur negative Resultate.

Indem wir durch die Mitteilung dieser Tatsachen die kurze Skizze der Eigenschaften des Protochlorophylls beenden, wollen wir nun das Fazit aus den oben dargelegten Beobachtungen ziehen.

Unsere Versuchsergebnisse sprechen genugsam überzeugend dafür, dass das Chlorophyll niemals unmittelbar aus einem farb-

13) Um die Barytverbindung des Protochlorophylls zu erhalten, wurde der alkoholische Auszug der Samenhüllen von Luffa oder Kürbis mit Barytwasser behandelt und der Niederschlag mit Alkohol durchgewaschen, um die gelben Pigmente auszuziehen.

losen Chromogen entsteht. Diese äußerst wichtige Tatsache vereinigt, in bezug auf die Chlorophyllbildung, die im Dunkeln ergrünenden Pflanzen mit denen, welche diese Eigenschaft entbehren; gleichzeitig schränkt sie die Bedeutung des Lichts in der Chlorophyllbildung beträchtlich ein.

Die von uns oben erwähnten Fakta beweisen, dass unter der Einwirkung des Lichts keine Neubildung eines Pigments aus einem farblosen Stoffe vorgeht, sondern nur eine Umwandlung eines bereits früher erzeugten Pigments hervorgerufen wird. Von diesem Gesichtspunkte aus ist die Chlorophyllbildung keineswegs eine einfache photochemische Reaktion, wie man es auf Grund der Untersuchung Liro's annehmen könnte; um so mehr, da sich das erste Produkt der Lichtwirkung auf die etiolierten Pflanzen durch sein Absorptionsspektrum vom Chlorophyll im Licht gewachsener Blätter deutlich unterscheidet.

Das Chlorophyll bildet sich ohne Zweifel durch eine Reihe chemischer Verwandlungen, in denen das Licht nur eine untergeordnete Rolle spielt. Auf Grund unserer Beobachtungen können wir nur auf einige wichtigere Punkte in der sukzessiven Ordnung dieser Umwandlungen hinweisen. Unabhängig von der Lichtwirkung entsteht in den Plastiden aller grüner Pflanzen aus einem nicht näher bekannten farblosen Chromogen ein farbiger Stoff — das Chlorophyllogen. Die Chlorophyllogenbildung zeigt alle Symptome von Zwischenreaktionen: erstens häuft sich das Chlorophyllogen nie in großen Mengen an; zweitens zeichnet es sich durch seine äußerste Labilität aus. Hierdurch wird verständlich, dass seine Umwandlung in ein mehr stabiles Produkt mit großer Leichtigkeit stattfindet. Bemerkenswert ist auch der Umstand, dass sein Absorptionsspektrum in roten Strahlen eine bedeutende Ähnlichkeit mit dem Spektrum des Chlorophylls hat.

Die weitere Verwandlung des Chlorophyllogens in lebenden Plastiden kann nach zwei Richtungen hin stattfinden, wobei man zwei beständigere Pigmente erhält, welche eine wesentliche Ähnlichkeit miteinander zeigen. Diese beständigen Derivate des Chlorophyllogens sind das Chlorophyll und das Protochlorophyll; im Vergleich zum Chlorophyllogen sind sie gegen die Lichtwirkung stabil. Die Protochlorophyllbildung aus dem Chlorophyllogen geschieht unabhängig von der Lichtwirkung; im lebenden Gewebe wird sie durch die Wirkung besonderer, vorläufig unbekannter chemischer Agenzien hervorgerufen, die nur bei Vertretern der Familie der Cucurbitaceen vorkommen. Bei anderen in dieser Hinsicht untersuchten Pflanzen wurde eine solche Umwandlung im lebenden Gewebe bis jetzt noch nicht beobachtet, sie kann jedoch durch die mannigfaltigsten künstlichen Mittel hervorgerufen werden. Die Bildung des anderen stabilen Produktes — das Chlorophyll — aus

dem Chlorophyllogen kann sich ebenfalls von der Lichtwirkung unabhängig vollziehen, wie es die im Dunkeln ergrünenden Pflanzen beweisen. Folglich müssen wir annehmen, dass es chemische Agenzien gibt, die das Chlorophyllogen in Chlorophyll umwandeln können. Diese Agenzien fehlen jedoch in den Zellen derjenigen Pflanzen, welche nicht imstande sind, ohne Licht zu ergrünen. Also erscheint das Licht schließlich gar nicht als Chlorophyllbildner und die photochemische Umbildung des Chlorophyllogens, die wir bei etiolierten Pflanzen bei Beleuchtung beobachten, kann durch die Wirkung eines entsprechenden chemischen Agens hervorgerufen werden. In diesem Falle kann man den Einfluss des Lichts auf das Chlorophyllogen mit seiner Wirkung auf eine ganze Reihe anderer Stoffe vergleichen. Das Licht ruft nur eine Umlagerung in ein mehr stabiles Produkt hervor, die übrigens auch vermittelst eines entsprechenden chemischen Agens ausgeführt werden kann.

Das Studium der Pigmente in den Samenhüllen der Cucurbitaceen brachte die Existenz äußerst labiler Derivate des Protochlorophylls an den Tag, welche sich durch ihre Eigenschaften dem von uns bei etiolierten Pflanzen entdeckten Chlorophyllogen bedeutend nähern. Diese Tatsache zeigt uns, dass sich um das Protochlorophyll und das Chlorophyll herum eine ziemlich große Menge labiler Derivate gruppieren, welche bei der geringsten Beeinflussung entweder dies oder jenes Pigment ergeben. Gegenwärtig können wir auf drei solcher labiler Pigmente hinweisen: Chlorophyllogen, Pigment α und Pigment β. Diese drei Pigmente stehen, wie durch ihr Absorptionsspektrum, so auch durch ihre chemischen Eigenschaften einander sehr nahe. Ihre näheren Beziehungen zueinander werden durch weitere Untersuchungen aufgeklärt werden.

Die Einschränkung der Rolle des Lichts im Prozess der Chlorophyllbildung verringert übrigens die Bedeutung dieses Faktors im Ergrünungsprozess nicht im geringsten. Die Anhäufung des Chlorophylls bis zu einer gewissen Grenze, die die normale Farbe grüner Organe charakterisiert, setzt ohne Zweifel die Einwirkung des Lichts auf das lebende Gewebe voraus. Von diesem Standpunkte aus bilden jedoch die Gruppen im Dunkeln ergrünender und die hierzu unfähigen Pflanzen keinen wesentlichen Unterschied. Lubimenko wies bereits auf die wichtige Tatsache hin, dass sich, z. B. bei Nadelhölzern, die quantitative Anhäufung des Chlorophylls in Abwesenheit des Lichts innerhalb gewisser sehr enger Grenzen beschränkt und dass eine weitere Anhäufung nur bei Belichtung stattfindet[14]). Wenn die Rolle des Lichts als chemisches Agens in der Chlorophyllbildung auch nur eine sekundäre Bedeutung hat, so

14) W. Lubimenko. Sur la formation de la chlorophylle à l'obscurité (Bull. du Jard. Imp. bot. de St. Pétersbourg, 1905, t. V, p. 195 et 201).

unterliegt doch seine vorherrschende physiologische Rolle im Prozess der Anhäufung dieses Pigments keinem Zweifel.

Da wir die von uns vorgenommene Untersuchung über die Chlorophyllbildung fortsetzen, so werden wir eine vollständigere Erörterung unserer Resultate in einer anderen ausführlichen Abhandlung veröffentlichen.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Absorptionsspektrum des Chlorophyllogens lebender etiolierter Pflanzen.
Fig. 2. Das erste Umwandlungsstadium des Chlorophyllogens in Chlorophyll. Die Absorption der Strahlen auf der rechten Seite des Spektrums auf Fig. 1 u. 2 ist nicht abgebildet.
Fig. 3. Das zweite Umwandlungsstadium.
Fig. 4. Absorptionsspektrum lebender grüner Blätter.
Fig. 5. Absorptionsspektrum einer alkoholischen Protochlorophyllösung von Luffa (eine Lösung mittlerer Konzentration).
Fig. 6. Absorptionsspektrum von Hüllen reifer Luffasamen, welche das Derivat α enthalten (ein Derivat des Protochlorophylls).
Fig. 7. Absorptionsspektrum eines Paraffinauszuges aus Luffasamenhüllen, welche das Derivat α enthalten.
Fig. 8. Absorptionsspektrum einer Paraffinlösung des Derivats β (ein Derivat des Protochlorophylls).
Fig. 9. Absorptionsspektrum einer den Sonnenstrahlen ausgesetzten alkoholischen Lösung des Protochlorophylls. Es erschien ein neues Band zwischen λ 680—660.
Fig. 10. Absorptionsspektrum des Protochlorophyllderivats, welches durch die Zersetzung der Barytverbindung des Protochlorophylls vermittelst starker Salzsäure erhalten wurde.
Fig. 11. Absorptionsspektrum des gegen das Licht äußerst stabilen Derivats des Protochlorophyllans (alkoholische Lösung).

Über das Eindringen des Schwanzfadens bei der Befruchtung von Seeigeleiern.

Von **Emil Witschi.**
(Aus dem Zoolog. Institut München.)

Die Vorstellungen betreffend das Schicksal der Spermageißel der Seeigel bei der Befruchtung scheinen sich heute allgemein mit der zu decken, die V. Haecker in seiner kürzlich erschienenen Allgemeinen Vererbungslehre ausspricht, wenn er schreibt: „Sehr häufig, so z. B. beim Seeigel, dringt vom Spermatozoon nur der vordere Teil, einschließlich des Mittelstückes, in das Eiplasma ein, während der Schwanzfaden in der Eihülle (beim Seeigel in der Dotterhaut) stecken bleibt."

Diese Anschauung stützt sich in erster Linie auf die Beobachtungen Wilson's, die dieser in seiner grundlegenden Arbeit „Maturation, Fertilization and Polarity in the Echinoderm Egg" (Journal of Morphology Vol. X, 1895) mit folgenden Worten niedergelegt hat: „The vitelline membrane, formed instantly after attachment of

the spermatozoön, carries out with it the tail of the spermatozoön attached to its outer surface, and only the nucleus and middle-piece enter in the egg" (p. 321). Mehr oder weniger schematisiert haben auch Wilson's Zeichnungen (Journ. of Morph. Vol. X u. XI) in der Mehrzahl der Hand- und Lehrbücher Aufnahme gefunden. In der reichhaltigen Literatur über Befruchtung bei Seeigeln nimmt eine alte Arbeit von E. Selenka eine interessante Sonderstellung ein und es mag am Platze sein, hier kurz auf dieselbe zurückzukommen (Zoologische Studien I. Befruchtung des Eies von *Toxopneustes variegatus.* 1878).

Selenka beschreibt, dass das ganze Spermatozoon, mitsamt seiner Schwanzgeißel, durch selbständige Bewegung in den Eidotter eindringe. Die Eigenbewegung hört auf, wenn nach Zurücklegung von $^1/_{12}$—$^1/_8$ des Eidurchmessers die Strahlung auftritt. Nachdem dann das Spermatozoenköpfchen bis ins Eizentrum gerückt ist, beschreibt er weiter, wie der „Hals des Spermatozoenköpfchens" zu schwellen beginne, „während er immer noch mit dem Samenschwänzchen, welches in einer körnchenfreien Straße von Dotterplasma liegt, in Verbindung steht".

In seinen Fig. 11—13 bildet er dann drei verschiedene Eindringungsstadien von Spermatozoen ab, die sämtlich noch den Schwanzfaden tragen. Besonders auffallend ist die Fig. 13, wo der bläschenförmige Spermakern im Zentrum neben dem Eikern liegt, während der fest ansitzende Faden sich schnurgerade zum Befruchtungshügel hinzieht, von wo aus eine beginnende Resorption sich bemerkbar zu machen scheint.

Es ist ganz ausgeschlossen, dass diese Darstellung auf tatsächlicher Beobachtung beruhe. Man wird zur Skepsis gedrängt, wenn man in den Zeichnungen vergeblich nach einer Andeutung des Mittelstückes sucht; und doch ist dieses auf Schnitten ungleich auffallender als der feine Schwanzfaden. Vor allem aber hat Selenka die Drehung des Spermakopfes nicht beobachtet, vielmehr dringt nach seinen Zeichnungen das Spermatozoon mit der Spitze voran bis zum Zentrum vor, beständig die Geißel träge hinten nachschleppend. Dass ihm die Drehung ganz entgangen ist, zeigt er auch, wenn er folgende Beschreibung von der Verschmelzung der beiden Kerne gibt: „Weiter beobachtete ich, wie die Spitze des Spermatozoons, die durch ihre stark lichtbrechende Eigenschaft leicht erkenntlich ist, sich vom Halse desselben loslöste, von dem überall in Bewegung befindlichen Dotterprotoplasma fortgeführt wurde und sich endlich dem Auge entzog; offenbar wird dieselbe resorbiert, sowie auch der Schwanz. Der Hals des Spermatozoons nimmt aber stetig an Größe zu, bis er ungefähr den Dritteldurchmesser des Eikerns hat. Auf dieser Größe erhält er sich, bis die Verlötung mit dem Eikern vollzogen ist."

Selenka sind da so weitgehende Beobachtungsfehler unterlaufen, dass seiner Arbeit höchstens noch in ausführlichen Literaturverzeichnissen der Vollständigkeit halber Erwähnung getan wird.

Nun aber befindet sich in einer Serie von Schnitten, die ich diesen Frühling von befruchteten *Strongylocentrotus*-Eiern herstellte, ein Stadium, das ungefähr dem von Wilson im Journ. of Morph. Vol. XI, p. 447 wiedergegebenen (Fig. A) entspricht. Wichtig aber ist, dass in meinem Schnitt das Sperma seine Geißel noch trägt, die sich in scharf markierter Wellenschleife in die Spitze des Empfängnishügels hinauf zieht, wo zwei schwarze Klümpchen (Färbung in Hämatox. Heidenh.) offenbar das zusammengebackene Ende der Geißel darstellen (Fig. B).

So ganz aus der Luft gegriffen ist also die Darstellung Selenka's wohl nicht, und nach meinem Funde wird man seiner Fig. 11 die Realität nicht absprechen dürfen. Es scheint hier tatsächlich kein prinzipielles Verhalten vorzuliegen, vielmehr kommen neben dem wahrscheinlich viel häufigeren Fall, dass der Schwanzfaden an der Dotterhaut hängen bleibt, auch solche vor, wo er mehr oder minder tief in den Dotter mit hineingezogen wird. Die Fig. 12 u. 13 von Selenka sehen zu sehr konstruiert aus und sind, wie bereits betont, in anderer Beziehung zu ungenau, als dass sie einen Schluss zuließen, wie weit der Faden eindringen könne. Es scheint aber am wahrscheinlichsten (auch nach meinem Präparat), dass spätestens während der Drehung des Spermakopfes, die durch den Faden nicht unerheblich behindert sein muss, die Verbindung gelöst werde. Einen sicheren Aufschluss hierüber vermögen natürlich nur weitere Funde zu erteilen.

Erst nachträglich habe ich noch von der Arbeit „Kinematographie der Befruchtung und Zellteilung" von Jul. Ries (Arch. mikr. Anat. Bd. 74) Kenntnis bekommen, in der die Ansicht verfochten wird, von der Spermageißel der Seeigel drängen stets die (zwei) Achsenfäden mit ins Ei ein, während außen nur die leere Hülle liegen bleibe.

Beiträge zur Physiologie der Sekretionsvorgänge.

Von **Paul v. Liebermann.**

(Schluss.)

Über den Einfluss von CO_2-Einatmung auf die Sekretionsintensität des Speichels und des Pankreassaftes.

Die chemische Beeinflussung von Funktionen, die uns eben beschäftigt hat, führt nun unmittelbar zu unserem Gegenstand über. Überblicken wir nämlich die physiologisch wirksamen Stoffe ihrem Ursprunge nach, so finden wir, dass es teils Gifte verschiedensten Ursprungs sind, teils Produkte des Organismus selbst. Die letzteren werden wieder zum Teil in besonderen Organen erzeugt — Produkte

der innern Sekretion — teils aber sind es Produkte des Gesamtstoffwechsels. An diese knüpft sich nun ein Interesse besonderer Art, wie das in der Einleitung schon bemerkt wurde. Durch die Beeinflussungsstoffe ist eine chemische Korrelation verschiedener Organe zueinander gegeben. Wenn nun ein physiologisch wirksamer Stoff Produkt des Gesamtstoffwechsels ist, so bedeutet das eine chemische Korrelation der betreffenden Organfunktion zum Tätigkeitsgrad des gesamten Organismus.

Für den Einfluss von Stoffwechselprodukten auf die Funktion einzelner Organe sind Beispiele genug bekannt. Es sei nur an die Bedeutung des Harnstoffes für die Herztätigkeit bei den elasmobranchen Fischen erinnert, an seine diuretische Wirkung bei Säugetieren, ferner, was uns hier besonders angeht, an die mannigfachen Beeinflussungen durch Kohlendioxyd, wie die von Starling und Jerusalem studierte Herzwirkung, die teils peripherisch, teils zentral angreifende Wirkung auf die Weite der Gefäße[18]), die Beeinflussung sonstiger Funktionen des Zentralnervensystems, ferner an die Rolle, die es bei der Regulation der Atembewegungen auch durch peripherische Wirkung spielen könnte, durch Reizung der Vagusendigungen in der Lunge[19]). Es erschien also wohl der Mühe wert, sich zu überzeugen, ob es auch auf Sekretionsprozesse Einfluss habe, um so mehr, als eine theoretische Deutung etwa zu beobachtender Wirkungen gerade bei diesen Prozessen unter Umständen versucht werden kann.

Die Versuche wurden im Institute of Physiology, University College, London, auf Herrn Professor Starling's Anregung ausgeführt. Von ihm sowie von Herrn Professor Bayliss bin ich dabei aufs liebenswürdigste unterstützt worden.

Was die Wahl der Drüsen angeht, so war es ratsam, nicht solche anzuwenden, auf deren Tätigkeit die Zirkulation einen gar zu dominierenden Einfluss hat, wie Leber und Niere. Es wurden also die Gl. submaxillaris und das Pankreas gewählt. Es ist natürlich auch hier nicht die Rede davon, dass die Sekretion vom Kreislauf innerhalb weiter Grenzen unabhängig wäre; es erschien daher notwendig, mindestens vom Zustande des Kreislaufes im ganzen jederzeit ein Bild zu haben. Es wurde also der arterielle Blutdruck stets registriert. Wo es von Wichtigkeit schien, wurde die Kreislaufsintensität der Drüse selbst durch Registrierung der aus der Drüsenvene abfließenden Blutmenge bestimmt.

Als Versuchstiere dienten Hunde; die Narkose wurde mit Billroth'scher Mischung (Alkohol-Chloroform-Äther) eingeleitet und in der Regel mit Chloroform allein fortgesetzt; in einigen Versuchen

18) S. z. B. Mathison, Journal of Physiol. 1910, Dezemberheft.
19) S. z. B. bei Rosenthal, in Hermann's Handbuch IV, 2, S. 284.

verwandte ich statt dessen Urethan, was für die Herztätigkeit günstiger ist. Vor Beginn der Narkose wurde stets eine große Dosis Morphin gegeben.

Um ein klares Ergebnis zu bekommen, musste ich zunächst eine möglichst stetige Sekretion hervorrufen und dann erst die Konzentration des CO_2 in der Einatmungsluft variieren. Bei der Submaxillaris hatte Reizung des Chordolingualnerven nicht den gewünschten Erfolg. Die Intensität des Speichelflusses war so ungleichmäßig, dass ihre Änderungen nicht mit Sicherheit beurteilt werden konnten. Ich war daher gezwungen, Pilokarpin als Reizmittel zu verwenden. Der so erhaltene Saftfluss hielt genügend lange gleichmäßig an und sank nur langsam. Beim Pankreas erhielt ich mit Pilokarpin stets nur eine sehr mangelhafte Wirkung. Ich verwendete also stets das natürliche Reizmittel, d. h. Sekretin. Injizierte ich eine geringe Menge Sekretinlösung auf einmal in die Vene, so nahm der Saftfluss zu schnell ab, als dass ich die Änderung, die irgendein superponiertes Agens daran hervorrief, hätte beurteilen können. Ich nahm also zu einem Verfahren meine Zuflucht, bei dem die Zufuhr des Hormones ähnlich vor sich geht, wie es unter natürlichen Bedingungen der Fall sein dürfte, nämlich mehr oder weniger kontinuierlich: ich verband die Vene mit einer Bürette, die die Sekretinlösung enthielt und nach Art einer Mariotte'schen Flasche mit einem durchbohrten Stöpsel versehen war, durch den ein Glasrohr in die Lösung tauchte. Die Lösung lief also fast in stationärem Strom in die Vene ein; allerdings nahm ich dabei keine Rücksicht auf etwaige Schwankungen des Venendruckes, die freilich nicht ganz ohne Einfluss auf die Einlaufsgeschwindigkeit sein konnten. Tatsächlich war aber der erhaltene Saftfluss so gleichmäßig (s. die Kurven), dass seine Änderungen auf CO_2 leicht und sicher beurteilt werden konnten.

Die Intensität der Sekretion wurde in der üblichen Weise durch Registrierung der Tropfen festgestellt. Durch Luftübertragung mit Hilfe zweier Marey'scher Kapseln machte jeder Tropfen, der aus der Kanüle fiel, einen Ausschlag des Schreibhebels. Wo bei Versuchen an der Submaxillardrüse auch die Intensität des Kreislaufs bestimmt werden sollte, band ich, wie gebräuchlich, eine Kanüle in die V. iugularis externa, nachdem ich alle ihre Wurzeln, mit Ausnahme der Drüsenvene, unterbunden hatte, und registrierte die Bluttropfen. Vor Beginn der Schreibung wurde Hirudinlösung infundiert.

War durch eines der beschriebenen Verfahren eine Sekretion von anscheinend konstanter Intensität in Gang gebracht, so gab ich Kohlendioxyd. Ich wandte es immer in Gegenwart eines Überschusses von Sauerstoff an, um etwaige gemischte Wirkungen von CO_2 und O-Mangel auszuschließen, wie sie bei Asphyxie gegeben sein können. Die Tiere waren tracheotomiert und ich unterhielt

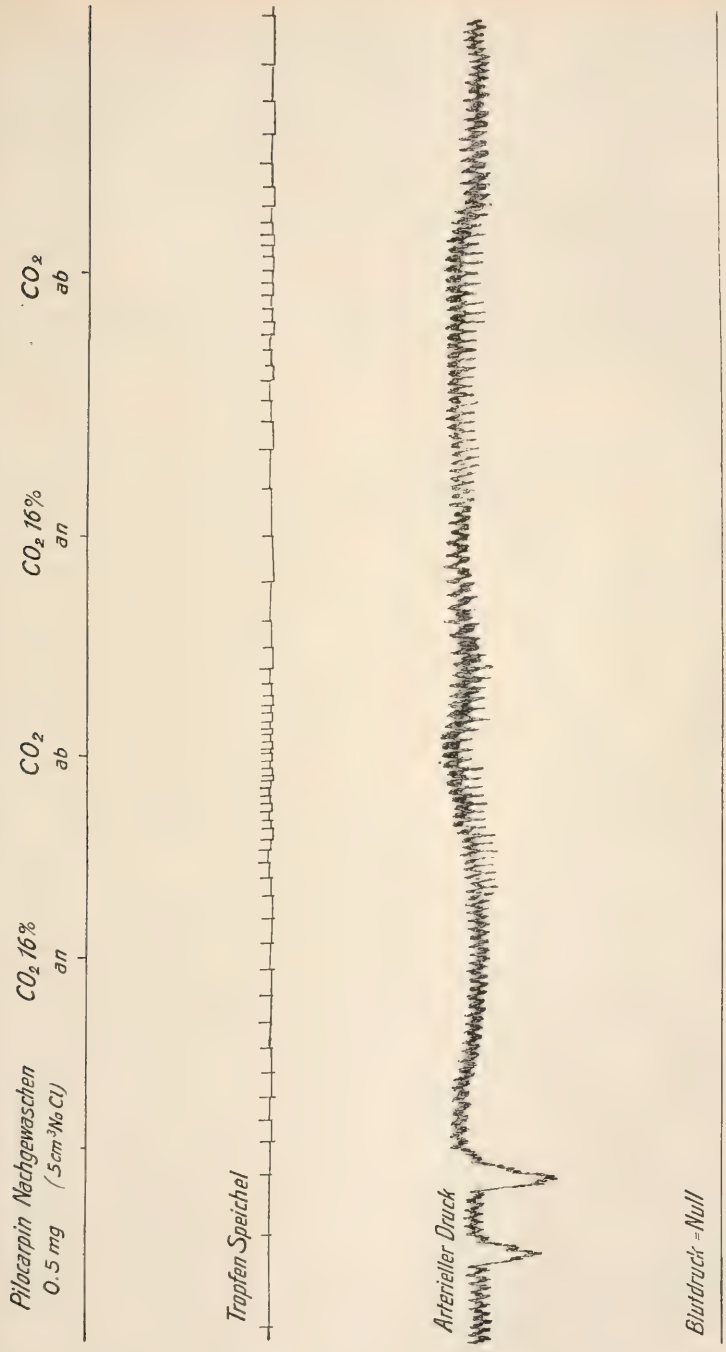


Fig. 1. Sekretion der Submaxillardrüse. Beschleunigung durch CO_2. $^2/_5$.
Wie alle folgenden Figuren von links nach rechts zu lesen.

künstliche Atmung in gleichmäßiger Stärke, um von Schwankungen der Atmungsfrequenz und des Atemvolumens unabhängig zu sein. Dies wurde in manchen Versuchen noch durch Curare besonders gesichert, womit auch ein etwaiger Einfluss sonstiger Bewegungen ausgeschlossen war; doch erhielt ich dieselben Resultate, auch wenn kein Curare angewendet wurde. Zur künstlichen Atmung diente eine Druckpumpe; wollte ich CO_2 geben, so band ich an das Zuführungsrohr einen Ballon, der eine Mischung von CO_2 und überschüssigem Sauerstoff enthielt.

Das Ergebnis lässt sich kurz dahin zusammenfassen, dass Kohlendioxyd die Sekretion des Pankreas hemmt, die der Submaxillardrüse aber beschleunigt. Das Folgende

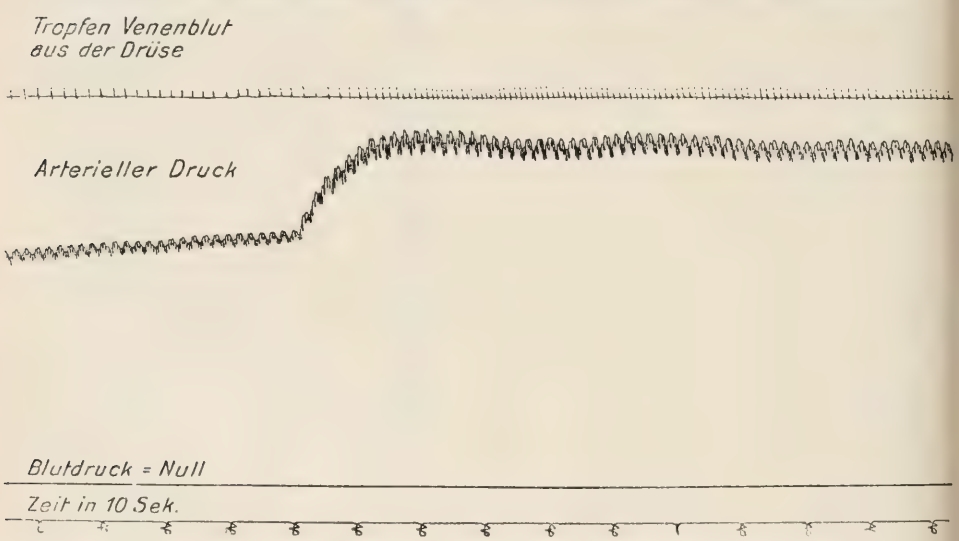


Fig. 2. Einfluss des Blutdrucks auf den Kreislauf der Submaxillardrüse. $^4/_5$

soll dazu dienen, dies zu illustrieren; sodann soll gezeigt werden, was sich über den Mechanismus dieser Wirkungen bisher feststellen, was sich ausschließen lässt, endlich versuchen wir, uns von der physiologischen Bedeutung dieser Einrichtungen ein Bild zu machen.

Wir beginnen mit der Wirkung des CO_2 auf die Speichelsekretion. Als Beispiel diene Fig. 1; sie zeigt, dass das Tempo der Sekretion kurz nach Beginn der CO_2-Einatmung rasch zunimmt. Diese Beschleunigung hält noch einige Zeit an, wenn die Zufuhr ausgesetzt wird, bis der Überschuss an CO_2 wieder aus dem Blute ausgewaschen ist, hört dann auf und tritt bei neuerlicher Zufuhr von CO_2 wieder prompt ein. Ich habe den Versuch oft wiederholt und erhielt die beschriebene Wirkung regelmäßig, mit ganz vereinzelten Ausnahmen. Es wurden dabei Gasmischungen von sehr verschiedenem Gehalte an CO_2 angewendet; er schwankte — nach

ungefähren Analysen — von 13 bis 24 % Vol. Ganz ausnahmsweise habe ich, bei kleineren Konzentrationen des CO_2, keine Wirkung gesehen. Ob der geringe Gehalt an CO_2 daran schuld war oder zirkulatorische Einflüsse, auf deren Bedeutung wir sogleich zu sprechen kommen, mag dahingestellt sein.

Langley hat bei Versuchen an Katzen gefunden, dass die „paralytische" Speichelsekretion durch Dyspnoë verstärkt, durch Apnoë vermindert wird. Dasselbe ließ sich, in geringerem Grade, auch für die von ihm so genannte „antiparalytische" Sekretion zeigen[20]). Bei Dyspnoë haben wir kompliziertere Verhältnisse als in meinen Versuchen, aber CO_2-Anhäufung ist da; es kann also sein, dass dieser Effekt mit dem hier beschriebenen identisch ist.

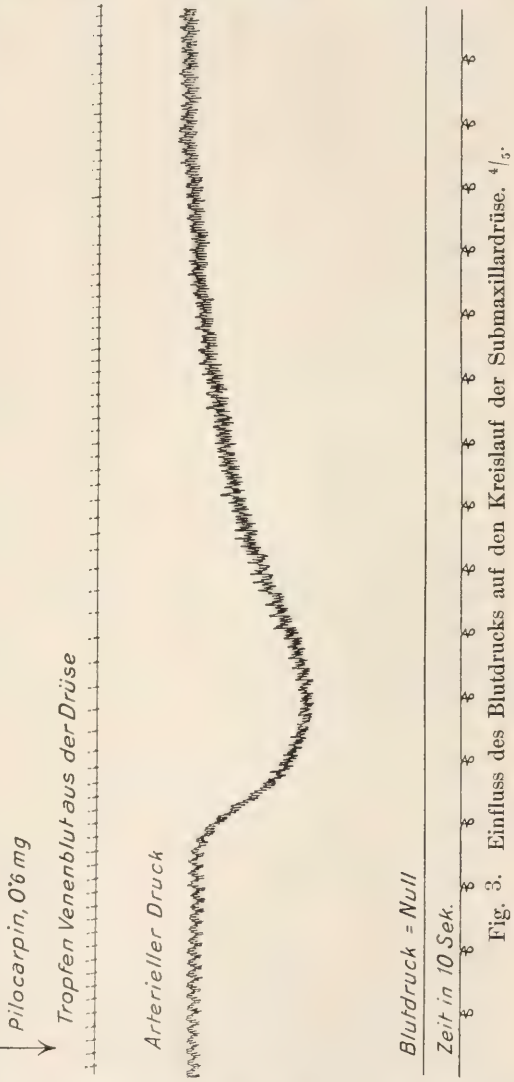


Fig. 3. Einfluss des Blutdrucks auf den Kreislauf der Submaxillardrüse. 4/5.

Nicht möglich wäre eine solche Deutung, wenn es sich in meinen Versuchen um eine zentrale Wirkung handelte, der Angriffspunkt des CO_2 also in der Oblongata oder im Rückenmark läge. Dies ist jedoch nicht der Fall: in allen Versuchen hatte ich beide sekretorischen Nerven durchschnitten (den Chordolingualis und den Vagosympathicus). Sofern es sich also nicht etwa um eine Wirkung auf die Blutkapillaren oder um eine solche auf den Kreislauf der Drüse handelt, wovon später, müssen wir annehmen, dass das Kohlendioxyd weiter peripheriewärts angreift: entweder am lokalen

20) Schäfer's Text Book, Vol. 1, p. 521.

Nervenzentrum (nach Langley's Bezeichnung), d. h. an den Ursprungszellen des peripherischesten sekretorischen Neurons, wie man es wohl nennen kann, an den Zellen des „autonomen" Nervensystem salso, oder an den Nervenendigungen, und zwar entweder der prä- oder der postganglionären Fasern, oder an den Drüsenzellen selbst (an die Nervenfasern denkt man ja wohl zuletzt). Wie dem auch sei, es erscheint immer möglich, dass Langley's Ergebnis die gleiche Wirkung auf die Drüse bedeutet, wie meines. Denn wir haben ja keinen Grund anzunehmen, dass die „paralytische" Sekretion eine abnorme Art der Drüsentätigkeit sei, mit der normalen oder der Pilokarpinsekretion nicht zu vergleichen. Die Erregung gelangt ja nach Langley's Vermutung auch bei der „paralytischen" Sekretion auf dem Nervenwege zur Drüse, nur geht sie vom lokalen Zentrum aus (l. c.). Dies macht natürlich keinen Unterschied.

Ich möchte bemerken, dass es mir mit CO_2 allein (Gasmischung von 21 %) nicht gelang, Sekretion hervorzurufen. Es handelt sich also bei der Steigerung der Pilokarpinwirkung nicht um eine Summation, sondern um ein Zusammenwirken von Pilokarpin und CO_2. Es erscheint dabei wohl denkbar, dass CO_2 für die Pilokarpinwirkung ganz unerlässlich sei; wir können dies nicht entscheiden, da wir den CO_2-Gehalt des Blutes nicht auf Null bringen können. Sollte es sich aber so verhalten, so hätten wir hier ein „komplexes" Gift (Gift im allgemeinen Sinne von Schmiedeberg); ähnlich wie etwa das komplexe Hämatolysin: Ambozeptor + Komplement wirksam ist, während beide Komponenten für sich unwirksam sind. Für die Beantwortung der oben berührten Frage nach dem Angriffspunkte der CO_2-Wirkung gibt aber dies Verhalten keinen Anhalt, denn daraus, dass die beiden Substanzen in dieser Weise zusammenwirken, kann nicht geschlossen werden, dass sie an derselben Stelle angreifen (also beide am wahrscheinlichen Angriffspunkte des Pilokarpins, den Nervenendigungen an den Drüsenzellen). CO_2 könnte etwa auch die Drüsenzellen sensibilisieren (ihre Erregbarkeit für nervöse Reize steigern).

All diese Überlegungen haben natürlich, wie oben schon erwähnt, nur dann Geltung, wenn sich zeigen lässt, dass CO_2 tatsächlich direkt auf den Sekretionsapparat (Nervensystem oder Drüsenepithel) wirkt, nicht aber auf einem Umwege, d. h. durch Steigerung der Zufuhr von Rohmaterial. Dies wäre möglich, wenn es etwa die Blutkapillaren permeabler machte oder wenn es die Intensität des Blutkreislaufs in der Drüse erhöhte. Über die erste Möglichkeit kann ich nicht entscheiden. Die zweite aber ließ sich auf Grund der folgenden Versuche mit Wahrscheinlichkeit ausschließen.

CO_2 könnte also dadurch wirken, dass es die Durchblutung steigert. Daran wäre vor allem dann zu denken, wenn auf Inhalation

von CO_2 der Blutdruck regelmäßig stiege. Wir wissen nämlich, dass die Blutversorgung der Submaxillardrüse von Schwankungen des allgemeinen arteriellen Blutdruckes in hohem Grade abhängig ist, wie das Bayliss gelegentlich hervorgehoben hat[21]). Steigt der Blutdruck, so steigt parallel auch die Kreislaufsintensität der Drüse. Die folgenden Kurven mögen dies illustrieren.

In Fig. 2 sind die Tropfen des aus der Drüse abfließenden Blutes registriert. Es werden dem Tiere 50 cm³ des so verlorenen Blutes durch die andere Jugularvene wieder zugeführt. Der Blutdruck steigt und parallel auch die Kreislaufsgröße der Drüse. Dasselbe lässt sich durch Reizung des N. splanchnicus erreichen.

Fig. 3 zeigt den entsprechenden Effekt einer Blutdrucksenkung. Sie ist hier durch die Wirkung von Pilokarpin aufs Herz erzeugt. Man sieht wieder, wie, parallel zum Falle des Blutdruckes, die Zirkulation der Drüse verlangsamt wird. (Das Pilokarpin hat durch seine Wirkung auf die Drüse bekanntlich den entgegengesetzten

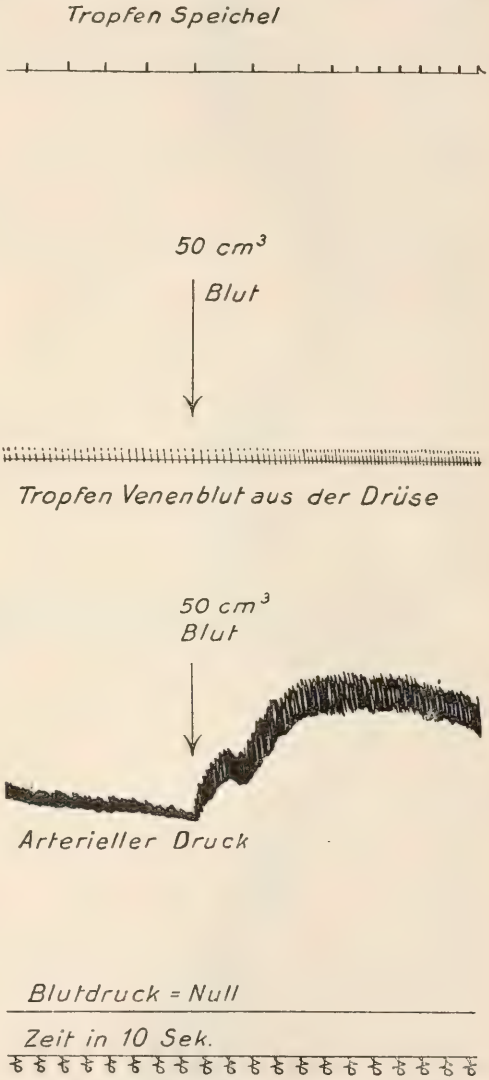


Fig. 4. Einfluss des Blutdrucks auf den Kreislauf der Submaxillardrüse; Einfluss des Drüsenkreislaufs auf die Sekretion. $^1/_1$.

21) On Reciprocal Innervation in Vaso-motor Reflexes etc. (Proc. Roy. Soc., 30 B., 1908), S. 351: It appears that this organ is very sensitive to changes in the general blood-pressure. Es kann sogar leicht der Einfluss einer Gefäßerweiterung auf die Durchblutung durch einen Fall des arteriellen Druckes überkompensiert werden. S. Bayliss, The excitation of vaso-dilator nerve-fibres in depressor reflexes, Journal of Physiology 37 (1908), S. 264.

Effekt; sobald die Sekretion beginnt, nimmt die Zirkulation der Drüse zu.)

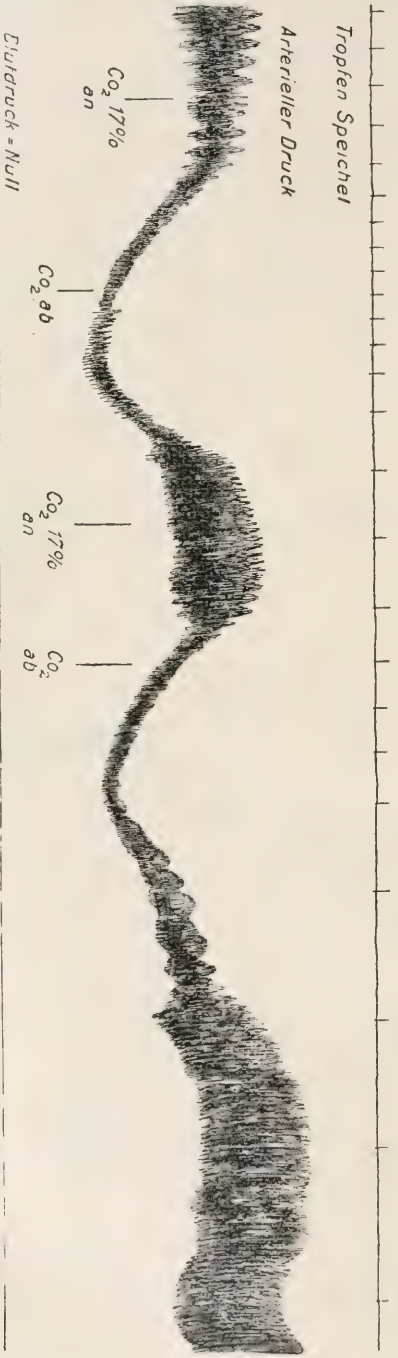


Fig. 5. Sekretion der Submaxillardrüse. Anstieg auf CO_2, trotz gleichzeitiger Senkung des arteriellen Blutdrucks. $\frac{2}{3}$.

Dass nun, wenn die Blutversorgung zunimmt, auch die Sekretion zunehmen wird, ist zu erwarten und lässt sich auch zeigen. Die Wirkung eines verminderten Zuflusses z. B. ist ja bekannt; bei starker Kompression der Karotis erhält man auf Chordareizung nur geringe Sekretion (Heidenhain). — In Fig. 4 ist Sekretion, Drüsenkreislauf und Blutdruck registriert.

Wiederum wird der Blutdruck durch eine Infusion von Blut in die Höhe getrieben, worauf Zirkulation wie Sekretion ansteigt. Auch Fig. 8 gibt ein Beispiel dafür, dass arterieller Druck und Intensität der Sekretion in dieser Weise parallel laufen, wenn der Einfluss des Blutdruckes nicht durch andere Einflüsse verdeckt ist.

Nun bekommt man aber auf Einatmung von CO_2 durchaus nicht regelmäßig einen Anstieg des arteriellen Druckes. Vielmehr habe ich gänzlich schwankende Wirkungen erhalten: Steigerung, Nichts, oder Senkung. In Fig. 1 haben wir z. B. nach der ersten CO_2-Gabe eine geringe Steigerung, nach der zweiten keine nennenswerte Wirkung. In Fig. 5 fällt der Blutdruck auf Einatmung von CO_2 bedeutend, wobei

dennoch die typische Steigerung der Sekretion deutlich zu sehen ist.

Dies würde nun freilich eine Steigerung der Drüsenzirkulation nicht ausschließen. Ich ging also dazu über, Sekretion und Blut-

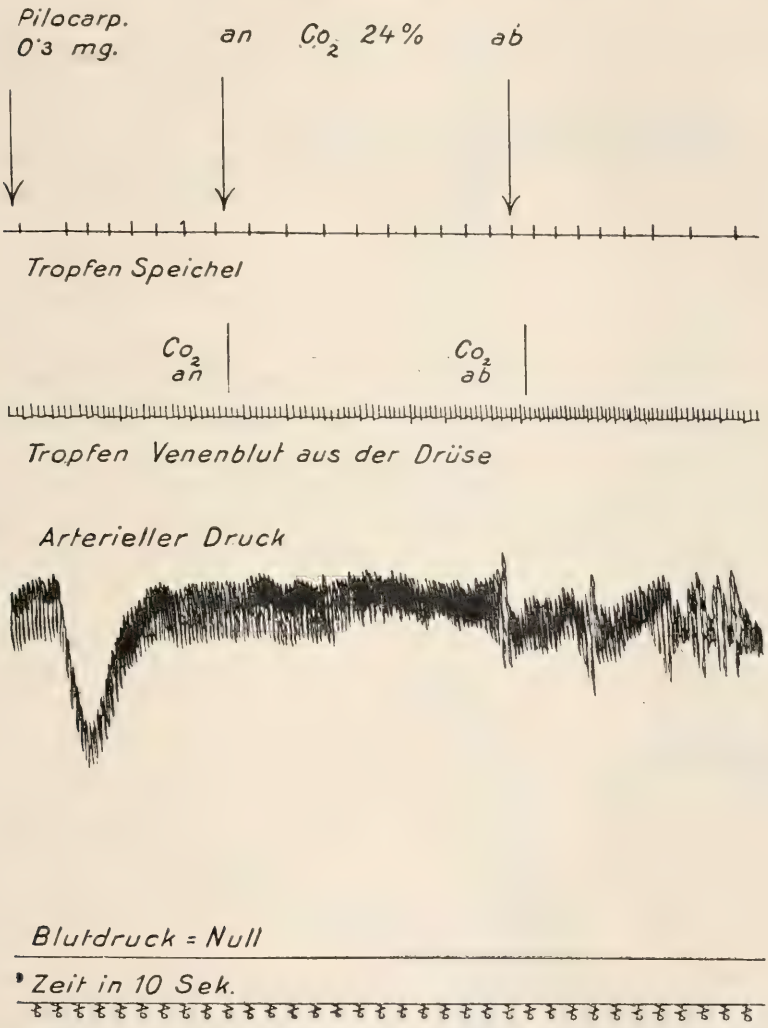


Fig. 6. Einfluss von CO_2 auf Kreislauf und Sekretion der Submaxillardrüse. $^1/_1$.

abfluss aus der Vene gleichzeitig zu registrieren. Ergab sich dabei keine Steigerung des Blutabflusses durch CO_2, während die Sekretion, wie regelmäßig, stieg, so war die Erklärung durch Zirkulationssteigerung ausgeschlossen. Die Versuche fielen jedoch positiv aus: es stieg auf CO_2 sowohl Sekretion wie Zirkulation, letztere allerdings nicht immer deutlich. Ein Beispiel gibt Fig. 6. Damit war also

die Frage nicht erledigt, da nun entschieden werden musste, ob hier die Zirkulations- oder die Sekretionssteigerung das Primäre war.

Ich registrierte also den Blutabfluss aus der ruhenden Drüse (also ohne Pilokarpingabe) und gab CO_2 in der sonst sicher wirk-

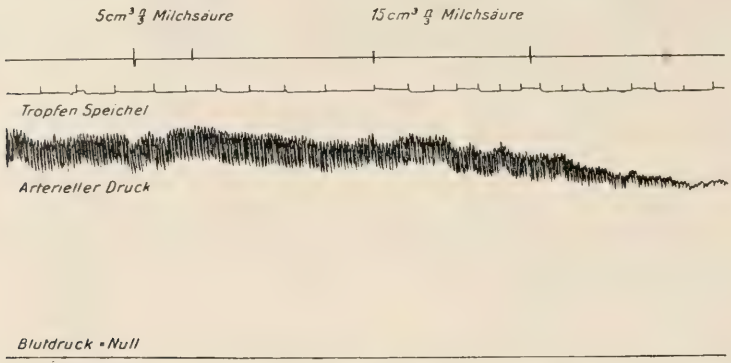


Fig. 7. Sekretion der Submaxillardrüse. Beschleunigung durch Milchsäure. $^1/_2$.

samen Konzentration von 21 %. Die Zirkulation stieg nicht[22]). Danach müssen wir annehmen, dass die Wirkung des CO_2 nicht auf einer Steigerung desKreislaufes beruht. Der beobachtete Anstieg des Kreislaufes beim Ansteigen der Sekretion scheint durch die erhöhte Organtätigkeit hervorgerufen zu sein. In den Fällen

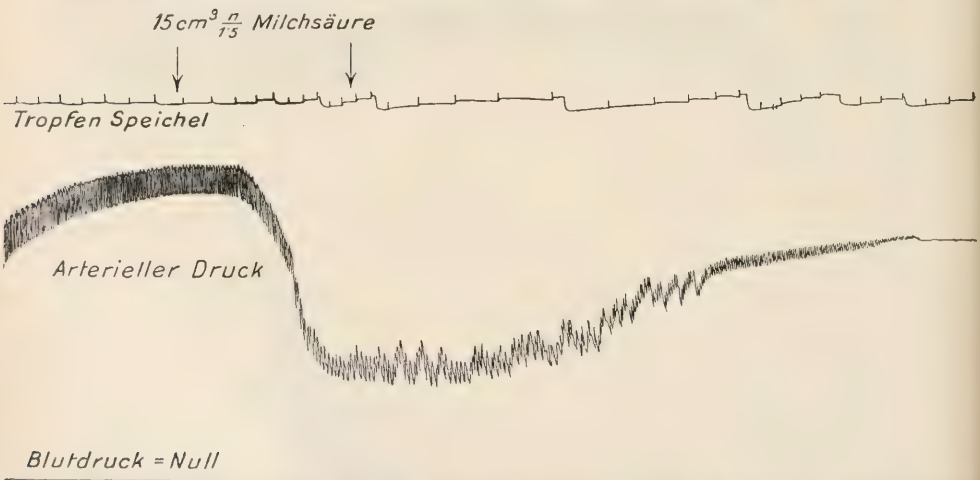


Fig. 8. Sekretion der Submaxillardrüse. Beschleunigung durch Milchsäure; die hierauf folgenden Schwankungen laufen denen des Blutdrucks parallel. $^4/_5$.

freilich, wo der Blutdruck auf CO_2 stieg, wird dies seinen Einfluss mit geltend gemacht haben.

22) Auch der Blutdruck blieb in diesem Versuche bei der CO_2-Gabe unverändert.

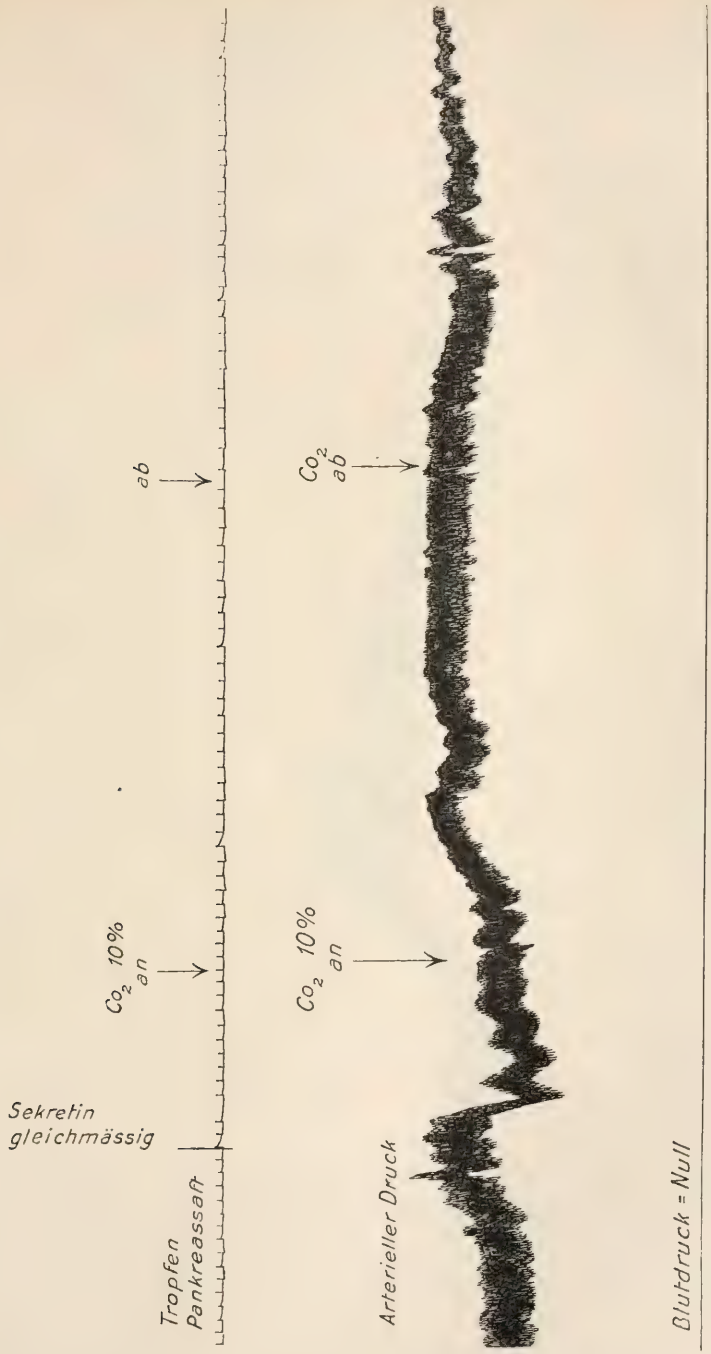


Fig. 9. Pankreassekretion. Hemmung durch CO_2. $^4/_5$.

Da nun das CO_2 immer in Gegenwart von überschüssigem O_2 angewendet wurde, war endlich auch mit der oben nicht berührten Möglichkeit zu rechnen, dass die Wirkung diesem zuzuschreiben wäre. Der darauf gerichtete Kontrollversuch fiel völlig negativ aus.

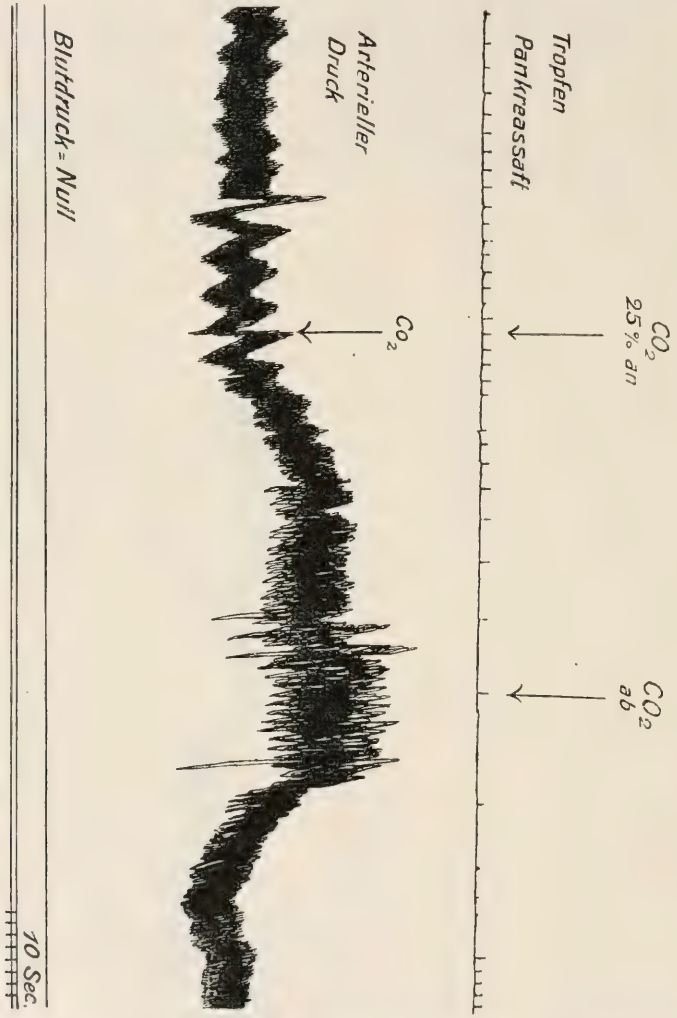


Fig. 10. Pankreassekretion. Hemmung durch CO_2. 1/3.

Es erhob sich weiter die Frage, ob die Wirkung des CO_2 eine Säurewirkung sei, also etwa den H-Ionen zuzuschreiben, die sich bilden, wenn das Gas im Blute gelöst wird, oder ob es sich um eine Wirkung des Anions odes etwa des ganzen Moleküls CO_2 oder H_2CO_3 handle.

Wenn die Wirkung bei Anwendung einer andern Säure ausbleibt, so ist sie anscheinend keine Säurewirkung (ein sicherer

Beweis wäre dies freilich nicht). Tritt sie ein, so spricht dies für eine Wirkung des H-Ions, gegen eine Wirkung des CO_3-Ions während die anderen beiden Möglichkeiten offen bleiben, da eine ins Blut infundierte Säure aus den Karbonaten H_2CO_3 frei machen und so indirekt wirken kann.

Ich verwendete zu diesen Versuchen wiederum eine Säure, die normales Stoffwechselprodukt ist, nämlich Äthylidenmilchsäure [23]). Wenn durch Pilokarpin stetige Sekretion erzeugt war, infundierte ich Lösungen dieser Säure (n/3 und n/1,5, in Mengen von 5—15 cm³) in phys. NaCl in die Jugularvene. Die Sekretion stieg, wie Fig. 7 und 8 zeigen, wie bei Inhalation von CO_2 (10 cm³ einer n/3-Säure waren bei einem Hunde von 7 kg stark wirksam). Es mag daran erinnert werden, dass man der Milchsäure bei der Erregung des Atmungszentrums eine ähnliche Rolle wie der Kohlensäure zuzuschreiben geneigt ist. Die Voraussetzung also, dass die Milchsäure in diesen Versuchen direkt — nicht durch Vermittlung der Karbonate — gewirkt hat, erscheint wohl ansprechend. Dies spräche also für die Annahme, dass für die sekretionssteigernde Wirkung des CO_2 die H-Ionen verantwortlich sind, m. a. W. dass diese Wirkung von einer Verminderung der Blutalkaleszenz herrührt.

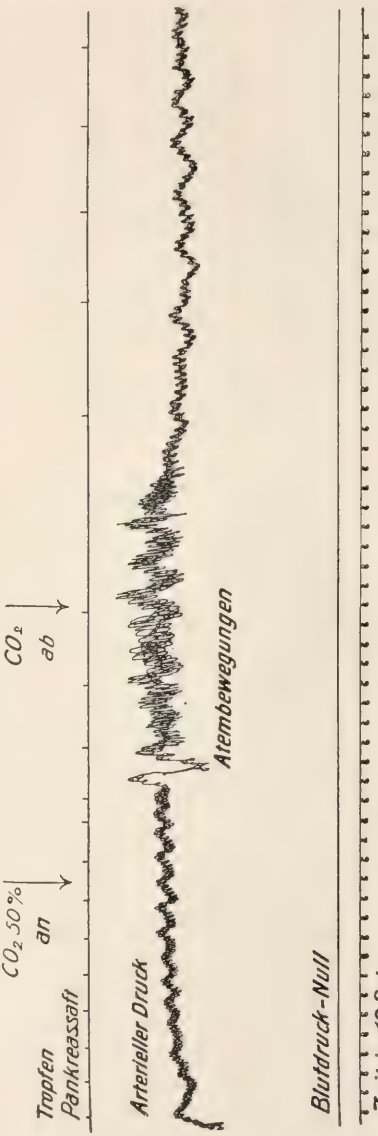


Fig. 11. Pankreassekretion. Hemmung durch CO_2. $^1/_2$.

Über das Verhalten des Kreislaufes bei Milchsäureinfusion habe ich keine besonderen Versuche gemacht. Ich möchte nur betonen, dass der Blutdruck stets um mehr oder weniger hohe Be-

23) Es wurde die gewöhnliche razemische Mischung genommen; die eigentliche physiologische (d)-Form isoliert anzuwenden, lag keine Veranlassung vor.

träge fiel[24]). Durch einen starken Fall kann die anfängliche Steigerung der Sekretion gelegentlich überkompensiert werden; dies illustriert Fig. 8, wo die Intensität des Speichelflusses nach vorhergehender Zunahme parallel der Blutdrucksenkung abnimmt. Das ist nach dem, was oben über den Zusammenhang zwischen arteriellem Druck und Kreislauf der Drüse gesagt worden ist, durchaus verständlich.

Wir gehen zur Wirkung des CO_2 auf die Pankreassekretion über. Wie schon eingangs erwähnt, verwendete ich als Reiz Sekretinlösungen, die aus der Dünndarmschleimhaut des Versuchstieres in der von Bayliss und Starling angegebenen Weise gewonnen wurden (Extrakt mit verdünntem HCC, aufgekocht, fast neutralisiert und filtriert). Die so angeregte Sekretion wird durch Kohlendioxyd (Mischungen von 10—15 % Vol. gehemmt (Fig. 9, 10, 11). Setzt man die Zufuhr aus, so wird der Saftfluss wieder schneller. Die Wirkung tritt regelmäßig ein, wenn auch nicht immer mit gleicher Deutlichkeit.

Bei diesen Versuchen hatte CO_2 (zufällig?) eine steigernde Wirkung auf den Blutdruck. Man könnte nun versucht sein, aus den Kurven einen Parallelismus zwischen Blutdruck und Sekretionsgeschwindigkeit in dem Sinne herauszulesen, dass die Sekretion bei steigendem Blutdruck sinkt, bei sinkendem steigt. Es würde dies eine zirkulatorische Erklärung der Sekretionshemmung gestatten, wenn man annehmen wollte, dass die hier beobachteten Blutdrucksteigerungen der Ausdruck einer Gefäßkontraktion im Splanchnicusgebiete seien, wodurch die Blutversorgung des Pankreas abnehmen würde. Untersuchungen, die Dr. Itami in Professor Starling's Laboratorium über die Ursache der auf CO_2 oft zu bei obachtenden Blutdrucksteigerung angestellt hat, lassen an eine solche Deutung denken. Die Registrierung des Herzvolumens und des Volumens einer Darmschlinge ergab in seinen Versuchen, dass bei Anwendung von Gasgemischen, die wenig CO_2 enthielten, ein Anstieg des Blutdruckes hauptsächlich von einer vergrößerten Ausgabe des Herzens herrührte, während das Darmvolumen unverändert blieb oder schwach zunahm. Bei hohen CO_2-Konzentrationen aber spielte tatsächlich aktive Vasokonstriktion im Splanchnicusgebiete mit; mit dem Anstiege des Blutdruckes fiel das Darmvolumen. Ebenso hat Mathison, in Versuchen an Katzen, nach derselben Methode gefunden, dass Gasmischungen, die über 20 % CO_2 enthielten, den Blutdruck durch Erregung der spinalen vasokonstriktorischen Zentren in die Höhe trieben, während die Wirkung bekleineren Konzentrationen von einer Beeinflussung der Herztätig-

24) S. darüber Mathison, l. c.

keit herrührte[25]). Für die Anwendung dieses Ergebnisses auf meine Versuche ist zu beachten, dass Mathison diesen Schwellenwert der Konzentration nur am enthaupteten („spinalen") Tiere fand, während sich das bulbäre vasokonstriktorische Zentrum viel empfindlicher erwies; hier waren 5% CO_2 schon wirksam. Demnach erscheint es, wie gesagt, nicht ausgeschlossen, dass die Hemmung der Pankreassekretion durch CO_2 auf Anämie der Drüse beruhe. Diese Deutung verliert an Wahrscheinlichkeit, wenn man beachtet, dass die Sekretion nach Aussetzen der CO_2-Zufuhr zwar wieder zunimmt, die ursprüngliche Geschwindigkeit aber noch lange nicht erreicht, wenn der Blutdruck längst wieder auf den ursprünglichen Betrag gesunken ist (s. die Kurven). Freilich ist eine Nachwirkung der supponierten Anämie vielleicht nicht ausgeschlossen[26]), auch ist natürlich im Auge zu behalten, dass der Blutdruck allein keinen sichern Schluss auf den Zustand der Gefäße gestattet. Von einer genaueren Verfolgung der Kreislaufsverhältnisse habe ich jedoch bei diesen Versuchen abgesehen, da sich die folgende Deutung als die wahrscheinlichere darbot.

Deutung der CO_2-Wirkung beim Pankreas, nebst Bemerkungen und Versuchen über den Ursprung der sauern und alkalischen Reaktion mancher Sekrete.

Der Pankreassaft ist ein stark alkalisches Sekret. Seine Bildung aus dem annähernd neutralen Blutplasma erfordert osmotische Arbeit, da Hydroxylionen konzentriert werden. Diese Arbeit ist um so größer, je mehr Saft abgesondert wird und je größer der dabei erzeugte Konzentrationsunterschied; ihr Minimalbetrag ergibt sich aus den in der Einleitung entwickelten Formeln. Setzen wir also die Konzentration der Hydroxylionen im Blutplasma herab, indem wir Säure, etwa Kohlensäure, einführen, so wird dieselbe Saftmenge nur mit größerer Arbeitsleistung erzeugt werden können. Bleibt nun der Sekretionsreiz unverändert, während wir diese Änderung des Blutes vornehmen, so hat die Drüse keinen Grund, mehr Arbeit zu leisten und wird daher weniger Saft absondern. Damit steht es im Einklange, dass die Hemmungswirkung auch mit Milchsäure sehr deutlich zu erhalten ist (Fig. 12)[27]). (Ich wandte bei

25) The action of asphyxia upon the spinal animal. Journal of Physiology **41**, Heft 5, S. 416 (1910).

26) Dergleichen ist nicht unbekannt. Heidenhain hat Ähnliches für die Submaxillardrüse gefunden. S. bei Langley, Schäfer's Text Book, Vol. 1, p. 509: On allowing the blood to flow again through the gland, the chorda saliva does not at once attain its normal amount. S. auch bei Pawlow in Nagel's Handbuch Bd. **2**, S. 678—79. Das Original in den Studien des physiologischen Instituts zu Breslau, Leipzig 1868: Beiträge zur Lehre von der Speichelabsonderung, Kap. 7, Vers. 88.

27) Allerdings konnte Mathison auch mit Milchsäure eine Gefäßzusammenziehung im Darme herbeiführen (l. c.).

einem Tier von 10 kg Dosen von 20 cm^3 n/3- und von 10 cm^3 n/1-Lösung an.)

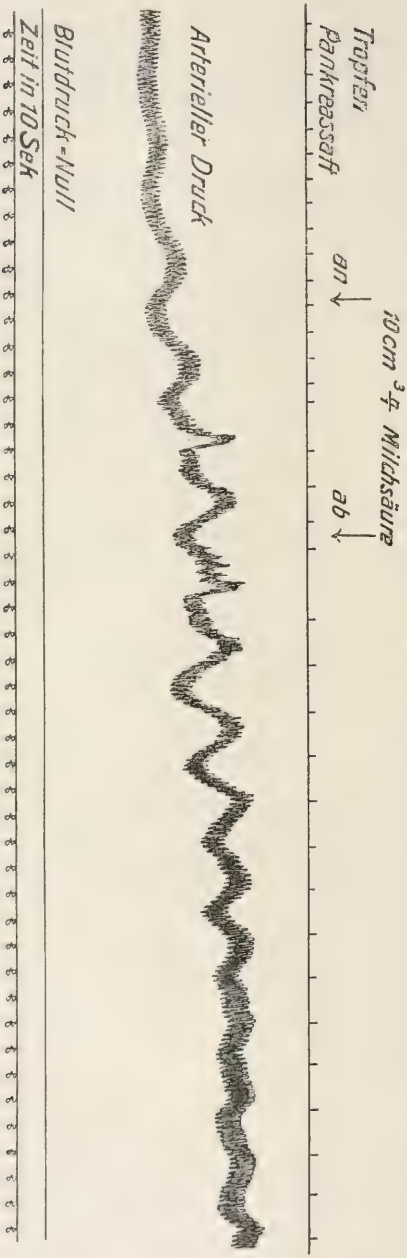


Fig. 12. Pankreasekretion. Hemmung durch Milchsäure. $^2/_3$.

Die hier versuchte Deutung gilt aber nur unter der Voraussetzung, dass nicht auch die Alkalinität des Saftes abnimmt, wenn wir die des Blutplasmas vermindern. Da mir direkte experimentelle Daten hierüber vorläufig nicht zur Verfügung stehen, solche auch nicht ganz ohne Schwierigkeit zu erhalten wären, da der Pankreassaft an der Luft CO_2 verlieren kann, so sei im folgenden nur eine Hypothese mitgeteilt, die es vielleicht einigermaßen plausibel erscheinen lassen wird, dass das eben aufgestellte Postulat erfüllt sein könnte. Es folgen dann einige Versuche, die diese Hypothese zu stützen scheinen.

Es handelt sich um die Frage: wie haben wir uns die Vorgänge zu denken, durch die Sekrete gebildet werden, deren Reaktion von der des Blutplasmas abweicht? Können wir uns insbesondere für die Bildung alkalischer Sekrete Einrichtungen denken, die die Reaktion des Saftes von der des Blutplasmas unabhängig machten, oder gar eine Abhängigkeit in dem Sinne mit sich brächten, dass der Saft um so alkalischer würde, je weniger alkalisch das Plasma?

In der Tat ist eine solche Einrichtung denkbar. Die darüber zu bildenden Vorstellungen schließen sich unmittelbar an eine Anschauung an, die mein Vater zur Erklärung der sauern Reaktion von Sekreten — Harn und Magensaft — entwickelt hat[28]).

28) L. Liebermann: Studien über die chemischen Prozesse in der Magenschleimhaut. Math. und naturwiss. Berichte aus Ungarn. Bd. 9, 1891; auch in

Eine etwas eingehendere Darstellung und kritische Besprechung seiner Theorie dürfte an dieser Stelle aus zwei Gründen nicht unangebracht erscheinen. Erstens wird darin zur Erklärung der Salzsäurebildung die Kohlensäure in Anspruch genommen, wodurch der Gegenstand zum Thema dieses Aufsatzes in engster Beziehung steht. Zweitens wird uns die Kritik der Theorie ein gutes Beispiel dafür geben, dass wir bei chemischen und physikalisch-chemischen Betrachtungen alsbald auf Schwierigkeiten stoßen, sobald wir den Einzelheiten gerecht werden wollen; und dass sich immer wieder der Begriff der „aktiven" Zelltätigkeit aufdrängt. Dies zur Rechtfertigung für die folgende Abschweifung.

Die Theorie geht aus vom chemischen Verhalten des Drüsenparenchyms Säuren und Alkalien gegenüber. Der Magenschleimhaut sowohl wie dem Nierenparenchym lässt sich nach Belieben saure und alkalische Reaktion erteilen, wenn man die Gewebe mit schwachen oder verdünnten Säuren oder Alkalien behandelt. Übergießt man z. B. sauer reagierendes Nierengewebe mit Sodalösung und wäscht mit Wasser aus, so reagiert das Gewebe alkalisch; behandelt man es dann mit CO_2 und wäscht wieder aus, so reagiert es sauer. Ebenso verhält sich die Magenschleimhaut.

Dieses Verhalten rührt — der Hauptsache nach wenigstens — von einem Stoffe her, der als eine Verbindung von Eiweiß mit Lezithin aufzufassen ist und Lezithalbumin genannt wurde. Er verhält sich wie eine Säure. In Wasser ist er so gut wie unlöslich. Seine Alkaliverbindung ist eine stark quellbare Substanz, die aber auch keine eigentliche Lösung mit Wasser gibt.

Ein solcher saurer Zellbestandteil kann nun auf zweierlei Art bei der Bildung saurer Sekrete wirksam werden. Entweder er setzt sich selbst mit neutralen oder alkalischen Salzen um. Oder die Säure entsteht durch eine andere Reaktion, und der saure Zellbestandteil begünstigt ihre Bildung dadurch, dass er das dabei entstehende Alkali bindet.

Der erste Mechanismus wurde für die Erklärung der sauern Reaktion des Harnes angenommen. Hier gelang es tatsächlich, die Bildung der sauern Flüssigkeit in einfachster Weise nachzuahmen, indem z. B. eine Lösung von Na_2HPO_4 über Lezithalbumin oder unverändertes Nierengewebe filtriert wurde. Es floss eine saure Flüssigkeit ab. Blutserum über Lezithalbumin filtriert ergab dasselbe.

Entsteht die Säure des Harnes so, so muss er neutral oder alkalisch werden, sobald der saure Zellbestandteil gesättigt ist. Dieses Postulat steht mit der Erfahrung im Einklang. Dass der

---

Pflüger's Arch. Bd. 50, S. 25—54. — Notiz über das chemische Verhalten des Nierenparenchyms. Pflüger's Arch. Bd. 50, S. 55—56. — Neue Untersuchungen über das Lezithalbumin. Studien über die chemischen Vorgänge bei der Harnsekretion. Pflüger's Arch. Bd. 54, S. 573—606, 1893.

Harn dennoch nur ausnahmsweise nicht sauer ist, wird dadurch erklärt, dass Kohlensäure den sauern Zellbestandteil regeneriert.

Die Fähigkeit des Lezithalbumins, Phosphat zu zersetzen, konnte zur Erklärung der schwach sauern Reaktion des Harnes genügen. Bekanntlich ist ja die Azidität hier sehr gering, wie die elektrometrische Messung zeigt. Anders bei Magensaft. Hier sollen viel größere Säuregrade verständlich gemacht werden; es ist, wenn man so will, die Bildung der Salzsäure zu erklären.

Wir wollen bei den Verhältnissen der Magensaftsekretion schon deswegen etwas länger verweilen, weil der Magensaft als Verdauungsflüssigkeit und als periodisch abgesondertes Sekret in jeder Beziehung eine bessere Analogie zum Pankreassafte bietet.

Die Salzsäure könnte entstehen durch unmittelbaren Umsatz zwischen Lezithalbumin und Kochsalz oder anderen Chloriden. Dass diese Reaktion wirklich stattfinde, wird von allgemein-chemischen Grundsätzen gefordert; es fragt sich nur, ob es in merklichem Maße geschieht. Die darauf gerichteten Versuche fielen negativ aus. Ob dies daran lag, dass das Lezithalbumin keine genügend starke Säure ist, in der Konzentration, wie sie in den Versuchen zur Wirkung kam, Kochsalz zu zersetzen, oder an sonstigen ungünstigen Reaktionsbedingungen, muss dahingestellt bleiben. Jedenfalls schien für die Annahme eines solchen direkten Umsatzes die experimentelle Grundlage nicht gegeben und es wurde daher die zweite oben angeführte Möglichkeit zur Erklärung herangezogen.

Die Kohlensäure dürfte nun zwar keine stärkere Säure als das Lezithalbumin sein. Sie ist aber viel löslicher und kann daher was ihr an Dissoziation abgeht durch Konzentration ersetzen, so dass die Wasserstoffionen doch genügende Massenwirkung erlangen. Es ließ sich experimentell zeigen, dass sie Alkalichloride in merklicher Menge zersetzt, wenn nur für Störung des Gleichgewichtes gesorgt wird, wenn also wenigstens eines der Reaktionsprodukte entfernt oder reaktionsunfähig gemacht wird. Es wurde hiezu die entstehende Salzsäure durch Kupferoxyd gebunden[29]).

Nimmt man statt Chloriden Jodide, so lässt sich noch in anderer Weise für die Entfernung des einen Produktes sorgen. Man bereitet eine Lösung von KJ und KJO_3; leitet man CO_2 ein, so scheidet sich Jod aus.

Hier hatte also die Kohlensäure zwei starke Säuren freigemacht, HJ und HJO_3. Diese Produkte wurden durch ihre Wirkung aufeinander entfernt. (Die Annahme, dass die Kohlensäure nur auf eines der beiden Salze direkt gewirkt habe, führt natürlich auf dasselbe hinaus.)

29) L. Liebermann: Über die zersetzende Wirkung der Kohlensäure auf die Salze der Alkalimetalle. Math. und Naturwiss. Berichte aus Ungarn, Bd. 8, S. 326—333, 1890.

Dieselbe Reaktion zwischen Kohlensäure und Chloriden soll es nun sein, die in der Magenschleimhaut Salzsäure bildet. Es liegt nahe, zu fragen, ob auch hier für die Entfernung wenigstens eines Reaktionsproduktes gesorgt sein muss, damit die Salzsäurebildung merklich werde. Das ist nicht selbstverständlich, da die Kohlensäure in viel größerer Konzentration einwirken kann als in vitro.

Ob dies wirklich der Fall sein muss, ob wir die Salzsäurebildung unter diesen Umständen nur dann verstehen können, wenn wir sehr große Kohlensäurekonzentrationen annehmen, wird sich zeigen, wenn wir versuchen, uns von den Einrichtungen Rechenschaft zu geben, die hier für die Inaktivierung der Reaktionsprodukte sorgen könnten. Wir müssen zusehen, ob diese allein die Verhältnisse verständlich machen.

Man könnte sich wohl vorstellen, es werde hier von den Produkten das Natriumkarbonat inaktiviert, und zwar käme diese Aufgabe dem Lezithalbumin zu. Es wird aber hiegegen eingewendet werden können, dass dieser Stoff einer Lösung von Chloriden, die Kohlensäure enthält, kein Alkali entziehen könne, wenn er einer Lösung von Chloriden allein keines entziehen kann.

Oder die Inaktivierung greift an der Salzsäure an, und zwar könnte diese Aufgabe der Diffusion zugewiesen werden. Da die Salzsäure rascher diffundiert als das Natriumkarbonat, so würde sie dadurch aus dem Reaktionsgemisch entfernt. Auch diese Annahme genügt nicht, wenn wir keine sehr hohen Kohlensäurekonzentrationen annehmen; sie scheitert an den quantitativen Verhältnissen. Ein Stoff diffundiert immer von Orten höherer zu Orten niedrigerer Konzentration. — Nun erreicht aber die Konzentration der Salzsäure auch im menschlichen Magensaft Werte über n/20; das ist die Konzentration an dem Orte, nach dem hin die Diffusion gerichtet sein soll. Eine noch höhere muss also in den Zellen herrschen, wo die Säure entsteht. Dass dies nur bei enorm hohen Konzentrationen der Kohlensäure erreicht werden kann, viel höheren als die höchsten, die im Blute gemessen worden sind, liegt auf der Hand.

Solche Konzentrationen werden wir also annehmen müssen. Wir werden daran nichts Sonderbares finden, denn es handelt sich um die Konzentration in den Zellen, von wo ja die Kohlensäure durch Diffusion nach dem Blute zu strömen soll[30]). Wie die hohe Konzentration hier entsteht, ob durch den Stoffwechsel der Zelle allein, was am nächsten liegt, oder durch eine aktive Fähigkeit der Zelle, CO_2 aufzuspeichern, mag dahingestellt bleiben. Es wird

30) Eher wird man es sonderbar finden können, dass der Magensaft nicht auch ungeheure Mengen von CO_2 enthält, wenn doch die CO_2-Konzentration in den Zellen so hoch sein soll. Den Grund weiß ich nicht. Vielleicht sind die Zellen für CO_2 schwer permeabel.

sich zeigen, dass die erste, einfache Annahme nicht ganz unbedenklich ist.

Die oben aufgestellte Annahme über die chemische Rolle des Lezithalbumins lassen wir nun keineswegs fallen. Nur machen wir diesen Stoff nicht für den ganzen Mechanismus verantwortlich.

Wenn, wie oben bemerkt wurde, eine Schwierigkeit darin steckt, anzunehmen, das Lezithalbumin entziehe einer sauern Lösung Alkali, so heisst das nicht, dass es keines bindet, sondern dass dies wohl nur bei alkalischer Reaktion des Zellinhaltes in nennenswertem Maße geschieht. Alkalische Reaktion wird auftreten können, wenn die Kohlensäurebildung geringer wird, etwa wenn die Zelle erschöpft ist. Dann diffundiert allmählich der Rest der Salzsäure und der Kohlensäure hinaus und Alkali bleibt zurück. Es wird dann gebunden. Erholt sich die Zelle wieder, so wird sie zu weiterer Säurebildung geeigneter sein als wenn sie Alkali in Lösung enthielte. Das Lezithalbumin macht also das Alkali unschädlich. Diese Bindung wird besonders wirksam sein, wenn das Alkalilezithalbumat wenig reaktionsfähig ist, so, dass es sich nur langsam zur Säure zurückbilden kann, wenn die Reaktion des Zellinhaltes wieder sauer wird. Die Quellung könnte tatsächlich die Alkaliverbindung in einen solchen trägen Zustand bringen (l. c. S. 295).

Das Lezithalbumin muss nun aber in der Ruheperiode regeneriert werden, da es für die nächste Sekretion wieder als saurer Stoff zur Verfügung stehen soll. Die Reaktion zwischen ihm und Alkali (Karbonat) muss sich also umkehren. Sind die Bedingungen für diese Umkehr während der Ruhe gegeben?

Die Kohlensäurebildung in den Zellen wird während der Ruhe geringer als während der Tätigkeit sein, was gegen eine Umkehr wirken muss[31]). Gibt es andere Umstände, die dies überkompensieren können?

Wenn die entstehende Salzsäure nicht mehr weggeschafft wird, so muss die Azidität in den Zellen steigen. Bleiben wir bei der Vorstellung, dass es Diffusion sei, die bei der Tätigkeit die Salzsäure wegschafft, so wird man nicht unmittelbar einsehen können, warum diese während der Ruhe nicht mehr spielen soll.

Dies scheint aber plausibel zu werden, wenn man die histologischen Verhältnisse berücksichtigt.

Bekanntlich bestehen die Drüsenschläuche des Magens aus Haupt- und Deckzellen. Bekannt ist es auch, dass die Bildung der Salzsäure ausschließlich den Deckzellen zugeschrieben wird. Die Salzsäure wird also einem nicht sauern Sekrete der Hauptzellen

31) Sind die Drüsenzellen für CO_2 schwer permeabel — eine Vorstellung, die oben aus anderen Gründen schon auftauchen musste — so wird das während der Tätigkeit gebildete CO_2 lange darin zurückbleiben. Das schaffte zwar noch nicht die Umkehrbedingungen, die wir brauchen, wäre aber doch für die Umkehr günstig.

beigemischt. Diese Vermischung würde im Lumen der Drüsenschläuche vor sich gehen. Hier herrscht aber während der ganzen Dauer der Sekretion eine nach dem Mageninnern zu gerichtete Strömung des nicht sauern Hauptzellensekretes. Wir wollen sie der Kürze halber den neutralen Strom nennen. Die Salzsäure, die aus den Deckzellen kommt, mischt sich dem neutralen Strom bei und wird von diesem fortgeschwemmt. Dadurch wird die Konzentration der Säure im Drüsenschlauche andauernd niedriger als in den Deckzellen gehalten und eine anhaltende Diffusion der Säure dahin ermöglicht. Sobald nun die Sekretion und damit der neutrale Strom stillsteht, muss sich die Säure in den Drüsenschläuchen stauen; alsbald wird die Diffusion dahin ins Stocken gebracht; es tritt Rückstauung der Säure in den Deckzellen ein. Die Säurekonzentration steigt so weit, dass die Bedingungen für die Zersetzung des Alkalilezithalbumates gegeben werden. Kohlensäure wird fortwährend zugeführt, wenn auch ihre Bildung in den Zellen selbst während der Ruhe weniger intensiv sein dürfte, und das saure Lezithalbumin allmählich regeneriert.

Dass das Lezithalbumin die beschriebenen Reaktionen wirklich eingeht, dafür sehe man die Gründe in der oben zitierten Abhandlung. Damit ist aber nicht gesagt, dass die hier versuchte eingehendere Ausführung der Gleichgewichtsbedingungen, von denen diese Reaktionen abhängen, das richtige treffen müsste. Insbesondere wird die oben als möglich angenommene Rolle der Diffusion mit Vorbehalt aufzunehmen sein.

Man wird vielleicht darin schon eine Schwierigkeit sehen, dass HCl durch Diffusion in den Magensaft gelangen soll, wo doch Diffusion den Unterschied der H-Ionenkonzentration zwischen Blutplasma und Magensaft auszugleichen streben muss. Hierauf genügt es zu bemerken, dass es sich hier um Diffusion zwischen dem Inhalte der Scheidewand (Drüsenzelle) und der Lösung auf der einen Seite[32]) handelt, nicht aber um Diffusion zwischen den Lösungen zu beiden Seiten.

Wer in den sehr hohen CO_2-Konzentrationen, die wir in den Zellen annehmen mussten, eine Schwierigkeit sieht[33]), wird die

32) Es wird damit nicht behauptet, dass nach der anderen Seite nichts diffundierte.

33) Ob in den Deckzellen so viel CO_2 gebildet werden kann, dass die tägliche Menge HCl davon herzuleiten ist, hängt davon ab, wie lange eine einmal gebildete Menge CO_2 in den Zellen bleibt. Wir haben schon erwähnt, dass einige Erscheinungen durch schlechte Permeabilität der Zellen für CO_2 zu deuten wären. Freilich hatten wir an anderer Stelle annehmen müssen, dass die CO_2-Konzentration in den Zellen periodisch sinkt (um die Bindung des Alkali an das Lezithalbumin verständlich zu machen). Doch ist dies kein Widerspruch, da wir ja über die Länge dieser Perioden gar nichts wissen.

Separation der Salzsäure einer aktiven Tätigkeit der Deckzellen zuschreiben. Diese Annahme wird man auch dann machen müssen, wenn einem die Stauung des Sekretes bei stillstehender Sekretion für die Umkehrung der Lezithalbuminreaktion nicht genügend scheint. Nimmt man eine solche „Separierfähigkeit" an, so wird man die Umkehrbedingungen für die Lezithalbuminreaktion einfach darin sehen, dass diese aktive Separation aufhört, sobald die Sekretion überhaupt stillsteht. Sie würde eben gleichzeitig aufhören mit der aktiven Tätigkeit, die das Wasser abscheidet. Für diese hatten wir ohnehin keine Erklärung versucht und hatten sie doch nötig, als treibende Kraft der „neutralen Strömung".

Dagegen wird die Tatsache, dass die Drüsenzellen Wasserstoffionen konzentrieren — von der Konzentration im Blutplasma auf die im Magensafte hinaufbringen — zu einer solchen Annahme nach den obigen Erklärungsversuchen wohl nicht zwingen. Wir kommen auf die osmotische Arbeit der Reaktionsänderung beim Pankreas noch zu sprechen[34]).

Es sei nochmals betont, dass die Rückkehr zur „aktiven" Tätigkeit nach einem Erklärungsversuch nichts anderes meinen kann als die Annahme von Kräften oder Wirkungsbedingungen, die in dem Erklärungsversuch keine Rolle gespielt hatten. Jede „Aktivitätstheorie" muss sich bei genauer Kenntnis der wirksamen Kräfte und ihrer Wirkungsbedingungen in eine exakte Theorie auflösen.

Wir haben nun zu sehen, ob sich diese Überlegungen auf den Fall der Pankreassekretion anwenden lassen, ob sich also auch ein alkalisches Sekret nach einem ähnlichen Mechanismus bilden kann. Wir werden sogleich sehen, dass dies möglich ist und dass wir uns von den Erscheinungen sogar viel leichter und befriedigender als beim Magen Rechenschaft geben können.

Enthalten die Drüsenzellen des Pankreas einen Stoff, der sich Säuren und Alkalien gegenüber nach Art der Lezithalbumine verhält — etwa auch ein Lezithalbumin — so wäre der gewünschte Mechanismus, rein chemisch genommen, dadurch gegeben. Das Natriumkarbonat des Pankreassaftes entstünde durch Einwirkung von Kohlensäure auf die Alkaliverbindung des supponierten Stoffes; diese würde während der Ruhe regeneriert, indem sie etwa mit dem $NaHCO_3$ und dem Na_2HPO_4 des Blutes reagierte.

Die Bedingungen für die Umkehr der Lezithalbuminreaktion lassen sich hier leicht genug formulieren. Bei der Rückkehr zur Ruhe wird die Kohlensäurebildung in den Zellen abnehmen. Dieser

34) Denkt man sich die hohe Salzsäurekonzentration etwa durch Rückresorption von Wasser in den Drüsenschläuchen entstanden, so nimmt man damit auch eine besondere Zellaktivität an. Denn diese Resorption wäre eine solche, die einen Konzentrationsunterschied erzeugt. Sie bedürfte ebenso einer besonderen Erklärung wie die, die in den Nierentubulis vor sich gehen soll.

Umstand, der uns bei der Salzsäuresekretion Schwierigkeiten machte, könnte hier allein genügen, die Gleichgewichtsbedingungen im gewünschten Sinne zu ändern. Die Stauung des Sekretes bei stillstehender Sekretion können wir hier nicht in Anspruch nehmen, da wir keinen Grund haben, neben dem alkalischen Strom einen neutralen vorauszusetzen.

Die Vorgänge in den Drüsenzellen des Pankreas wären demnach in einigen Punkten denen in den Deckzellen des Magens ähnlich. Ein wesentlicher Unterschied bestünde in der Verschiebung der Phasen, denn beim Pankreas müsste der saure Zustand des säureartigen Zellbestandteiles in die Ruheperiode fallen. Ist diese besondere Art der Koinzidenz einmal gegeben, so wird es nach den obigen Ausführungen vielleicht nicht ganz undenkbar erscheinen, dass die einmal „eingestellten" Mechanismen im Magen wie im Pankreas automatisch in der gewünschten Periodik fortarbeiteten. Wie es aber zu dieser prästabilierten Harmonie gekommen sein mag, dafür sehe ich vorderhand keine einigermaßen begründete Deutung.

Es ist unleugbar, dass mit der Annahme einer aktiven Separationstätigkeit der Zellen diese Schwierigkeit ohne weiteres behoben würde. Nehme ich an, dass die Magendrüsenzellen, sobald sie überhaupt sezernieren, auch die besondere Aktivität entfalten, irgendwie entstandene Säure zu separieren, die Pankreaszellen, sobald sie überhaupt sezernieren, irgendwie entstandenes Alkali separieren — absondern im wahren Sinne des Wortes — so sind natürlich nicht nur die sonst zum Teil nur gezwungen zu konstruierenden Gleichgewichtsbedingungen, sondern auch ihre so schwer zu begreifende Verteilung auf Ruhe und Tätigkeit „erklärt". Die „exakte" Theorie dagegen hat hier einstweilen eine Lücke. Ohne zu versuchen, sie auszufüllen, möchte ich nur auf eines aufmerksam machen. Die Prozesse in der Magenschleimhaut haben wir in Verbindung gebracht mit der Fähigkeit dieses Gewebes, Alkali zu binden und es wieder abzugeben. Dieses Verhalten ließ sich auf den Lezithalbumingehalt des Gewebes zurückführen. Mit einer ähnlichen Fähigkeit des Pankreasgewebes haben wir die Bildung des Alkali für dieses Sekret in Zusammenhang gebracht.

Obschon sich nun das Pankreasgewebe ebenso verhält — wie die sogleich mitzuteilenden Versuche zeigen — ist es doch nicht ausgemacht, dass dieses Verhalten von demselben Stoffe herrühre. Das wenigstens lässt sich also der hier vorgetragenen Hypothese einstweilen nicht vorwerfen, dass sie dieselbe Substanz einmal für die saure, ein andermal für die alkalische Reaktion eines Sekretes verantwortlich machen will. Doch will ich nicht behaupten, dass diese sehr allgemeine Bemerkung den Unterschied zwischen Pankreas und Magen verständlicher mache.

Ich habe einige Versuche mit Pankreasgewebe gemacht, die zeigen, dass dieses tatsächlich Alkali bindet und es auf Behandlung mit Kohlendioxyd abgibt, so dass man auf diese Weise eine dem Pankreassaft ähnliche, insbesondere alkalische Lösung erhalten kann. Die Versuche sind ganz ähnlich ausgeführt worden, wie einige der in den oben zitierten Abhandlungen beschriebenen.

Zerkleinertes Rinderpankreas wurde mit destilliertem Wasser so lange gewaschen, bis die Waschflüssigkeit nicht mehr blutig gefärbt erschien. Die Substanz reagierte auf Lackmuspapier deutlich sauer. Einige Gramm Substanz wurden nun entweder ohne weiteres, oder nachdem sie mit Sand zu einem feinen Brei zerrieben waren, mit verdünnter Na_2CO_3-Lösung (0,02 n) kurze Zeit digeriert, dann mit destilliertem Wasser gewaschen (durch Dekantation, oder auf einem Drahtsieb, der feine Brei durch Zentrifugieren), bis das Waschwasser nicht mehr alkalisch reagierte. Prüfte ich nun die Reaktion der Substanz, indem ich Lackmuspapier andrückte, so fand ich sie alkalisch. Es ist bei der Prüfung zu beachten, dass die Bläuung nicht augenblicklich ihre volle Stärke erreicht.

Die so vorbehandelte Substanz suspendierte ich nun in destilliertem Wasser und teilte die Suspension in zwei Teile. In die eine leitete ich etwa 10—15 Minuten lang einen Strom von Kohlendioxyd ein. Die Substanz nahm dadurch saure Reaktion an. Nun wurden beide Suspensionen filtriert oder zentrifugiert und die beim Zentrifugieren erhaltenen Flüssigkeiten überdies filtriert. Dann wurden beide auf dem Wasserbade eingedampft, um überschüssiges Kohlendioxyd zu verjagen, und die Rückstände wurden mit gleichen Mengen Wasser ausgezogen. Der Auszug des Rückstandes, den das Filtrat der mit CO_2 behandelten Suspension hinterlassen hatte, erwies sich stets deutlich bis stark alkalisch, während die Kontrolle in einem Versuche gar nicht, in anderen doch viel schwächer alkalisch reagierte.

Da man gegen diese Versuche wohl einwenden könnte, die Behandlung mit Sodalösung versehe das Gewebe mit einem so großen Vorrat an Alkali, wie er unter physiologischen Verhältnissen vielleicht niemals zur Verfügung stehe, so habe ich den Versuch auch mit unvorbehandeltem Gewebe ausgeführt, obwohl dieses, wie schon bemerkt, deutlich sauer reagierte (was, zum Teil wenigstens, von der Wirkung der Lipase herrühren dürfte). Der Versuch fiel in demselben Sinne aus, wenngleich die alkalische Reaktion des „Saftes", wie zu erwarten war, schwächer als sonst erschien.

Da, wie eben bemerkt, die Fettsäuren, die sich aus den Fetten fortwährend neu bilden, die Versuche wohl etwas stören, so habe ich etwas Gewebe mit heißem Alkohol vielmals extrahiert, die so gereinigte Substanz mit Sodalösung behandelt und den Versuch weiter wie oben ausgeführt. Sowohl das „CO_2-Filtrat" als auch

die Kontrolle waren nach dem Eindampfen stark alkalisch, das „CO_2-Filtrat“ aber viel stärker.

Ich bin geneigt, auf diese Versuche einiges Gewicht zu legen, und zwar besonders deswegen, weil die Lösungen, die ich nach Soda- und Kohlendioxydbehandlung aus dem sonst chemisch intakt gelassenen Gewebe erhielt, sich nicht nur was Alkalinität betrifft, sondern auch sonst dem Pankreassafte ähnlich verhielten. Sie waren wasserklar — zum bemerkenswerten Unterschied von denen, die kein CO_2 erhalten hatten — und enthielten Eiweiß; ein Versuch mit Kasein ergab auch verdauende Wirkung. Ob diese Wirkung nur den mit CO_2-Behandlung gewonnenen Lösungen zukommt, weiß ich nicht. Freilich sind genauere Versuche hierüber wünschenswert; da es in diesem Zusammenhange auf die Alkaleszenz besonders ankam, sind die Versuche einstweilen darauf beschränkt worden.

Auffallend war es, dass die alkalische Lösung mit Säure kein Gas entwickelte. Das Alkali scheint nicht einfach als Na_2CO_3, sondern in organischer Bindung darin enthalten zu sein.

Um das Resultat dieser Versuche kurz zusammenzufassen: sie lassen es nicht unwahrscheinlich erscheinen, dass das Alkali des Pankreassaftes tatsächlich durch Einwirkung von CO_2 auf eine Alkaliverbindung in den Zellen entsteht.

Damit scheint nun wirklich eine Einrichtung gegeben, die das leisten könnte, was wir zu Anfang dieser Überlegungen verlangt haben: dass Zufuhr von CO_2 zum Blute die Alkalinitätsdifferenz zwischen Blut und Pankreassaft erhöhe. Und zwar wird man nach dem Vorstehenden selbst dann eine merkliche Zunahme dieser Differenz erwarten dürfen, wenn man der Ansicht ist, dass man die Alkalinität des Blutes mit Kohlensäure nicht merklich herabsetzen könne, denn es genügt, wenn die Alkalinität des Saftes zunimmt. Und eben dies müsste der Fall sein, denn mehr CO_2 würde mehr Natriumkarbonat bilden. Wenn wir also annehmen dürfen, dass dieses ganz oder überwiegend nach dem Drüsenlumen zu seinen Weg nimmt, oder doch in solchem Maße, dass der Saft dadurch alkalischer wird, so haben wir was wir brauchen.

Ich glaube, dass es keine Schwierigkeit hat anzunehmen, das in den Zellen gebildete Alkali treibe hauptsächlich dem Lumen des Tubulus zu.

Dass es durch Diffusion dahin komme, wird allerdings nicht leicht anzunehmen sein. Greifen wir einen beliebigen Augenblick der Sekretion heraus. Wir haben fast neutrales Blutplasma und alkalisches Sekret, getrennt durch die Drüsenzelle. Welche Reaktion in ihr herrscht, mag uns gleichgültig sein. Wir führen ihr jetzt CO_2 zu: es entsteht Alkali in ihr. Behalten wir das Konzentrationsgefälle nach der einen und nach der anderen Seite im Auge,

so wird es klar, dass das neugebildete Alkali hauptsächlich nach dem Blute zu diffundieren müsste. (Wir wollen die Verhältnisse nicht noch durch besondere Annahmen über die Permeabilitäten komplizieren.) Wenn es doch hauptsächlich nach dem Drüsenlumen zu wandert, so wird man vielleicht an eine aktive Separation denken. Doch will mir scheinen, dass hier die viel einfachere Annahme genügt, das Alkali werde durch den Wasserstrom, der ja während der ganzen Dauer der Sekretion nach dem Lumen zu gerichtet ist, mitgenommen, fortgeschwemmt. Man würde sich täuschen, wollte man eine Schwierigkeit darin sehen, dass die Energie dieser Strömung sehr gering ist und daher nicht die osmotische Arbeit leisten kann, die zur Erzeugung großer Alkalinitätsdifferenzen notwendig ist. Es ist ja gar nicht die Strömung, die diese Differenz zu erzeugen hat. Die Differenz ist mit der Entstehung des Alkali in der Zelle schon geschaffen; allerdings als Differenz zwischen Zellinhalt und Blutplasma, nicht zwischen Sekret und Blutplasma. Doch wird eine leichte Überlegung zeigen, dass es hierauf an dieser Stelle nicht ankommt. Nämlich so lange nicht, als wir es nur mit der Frage zu tun haben, ob der Alkalinitätsunterschied zwischen Blutplasma und Sekret in der hier skizzierten Weise zustandekommen kann.

Ganz anders, wenn wir nun zu der Frage zurückkehren, von der wir ausgegangen sind. Führen alle diese Überlegungen zu dem Schlusse, um dessenwillen wir sie angestellt haben: dass Zufuhr von CO_2 zum Blute die osmotische Arbeit des Pankreas erhöhen muss?

Da muss nun allerdings zugegeben werden, dass dies nur so lange evident ist, als wir bei der Vorstellung einer aktiven Separationstätigkeit bleiben, bei der Vorstellung, dass das Alkali „abgesondert“ werde. Lassen wir diese Vorstellung fallen, wie wir das oben versucht haben, so fällt zwar der Schluss über die osmotische Arbeit nicht, aber er wird nicht mehr ganz überzeugend.

Betrachten wir die Formeln allein, so scheinen sie freilich unsern Schluss ohne weiteres zuzulassen, so dass wir damit die im Versuch beobachtete Abnahme der Saftmenge in einfacher Weise auf die mechanischen Verhältnisse zurückgeführt hätten.

Es lassen sich aber Einwände erheben, so dass die versuchte Erklärung nur als annehmbare Hypothese, aber nicht als überzeugende Ableitung gelten kann.

Man wird nämlich fragen dürfen: ist es denn überhaupt zulässig, die Formel für die Trennungsarbeit anzuwenden, wenn es sich gar nicht um die Trennung präformierter Hydroxylionen handelt, sondern darum, dass sich in der Drüse erst ein neuer Stoff — Natriumkarbonat — bildet und dieser erst durch Hydrolyse und darauffolgende elektrolytische Dissoziation die Hydroxylionen liefert? Ist eine Formel, die an der physikalischen Vorstellung der Sepa-

ration entwickelt wurde, auch dann anwendbar, wenn in dem Prozess chemische Vorgänge eingehen?

Die Antwort kann insofern nicht zweifelhaft sein, als zur Erzeugung einer Konzentrationsdifferenz der Hydroxylionen unter allen Umständen eine partielle Arbeit von dem in der Formel ausgedrückten Minimalbetrage erforderlich ist; dieser Minimalbetrag ist ja nur vom Anfangs- und Endzustande abhängig, nicht aber von dem Wege, den der Prozess genommen hatte.

Um aber auf die zu erwartende Saftmenge sicher schließen zu können, müssten wir die totale Arbeit der Drüse berechnen. Nun ist allerdings die Konzentrierung der Hydroxylionen die hauptsächliche Sekretionsarbeit des Pankreas, es hat weder große Differenzen des hydrostatischen Druckes zu erzeugen wie die Speicheldrüsen, noch große Differenzen des osmotischen Partialdruckes so gut wie aller gelösten Bestandteile, wie die Niere. Wir könnten daher versucht sein, die aus der Alkalinitätsdifferenz berechnete Arbeit als die gesamte Sekretionsarbeit anzusehen. Dennoch bleiben zwei Bedenken.

Solange wir nicht sicher sind, dass die Membran, die die beiden Lösungen trennt, die Drüsenzellenlage also, nach beendigtem Absonderungsprozesse im selben Zustande wie vorher ist, haben wir kein Recht, bei der Berechnung der Arbeit auf Blutplasma und Sekret allein Rücksicht zu nehmen. Die Zustandsänderung der Membran kann auch mit Arbeit verbunden sein. Und dass dadurch in den Ausdruck für die gesamte Arbeit nicht Posten von entgegengesetztem Vorzeichen eingehen, die das Plus kompensieren, welches aus der Zunahme der Konzentrationsdifferenz resultiert, lässt sich bei der ungenügenden Kenntnis der genaueren Vorgänge wohl kaum mit voller Sicherheit behaupten.

Zweitens haben wir wiederholt betont, dass unsere Formel nur den Minimalbetrag der osmotischen Arbeit ergibt. Den vollen Betrag ergibt sie nur für den idealen Grenzfall des umkehrbaren Prozesses. Die tatsächlich geleistete Arbeit ist also immer größer als ihr Formelwert. Ob sie nun aber bei kleiner Konzentrationsdifferenz der erzeugten Lösungen um denselben Betrag vom Formelwerte abweicht wie bei großer, ob also die Bedingungen der Reversibilität im einen Falle mit derselben Annäherung verwirklicht sind wie im andern, darüber lässt sich wiederum nichts aussagen, wenn es auch nahe liegt, diese Bedingungen gerade bei größerem Konzentrationsunterschied weniger gut verwirklicht zu denken, was eine noch größere Zunahme der Arbeit bedeuten würde.

Man wird jedenfalls zweifeln dürfen, ob die Deutung, die wir für die Abnahme der Saftmenge bei CO_2-Einatmung versucht haben, richtig sei.

Über die physiologische Bedeutung des Einflusses der CO_2-Einatmung auf die Speichelsekretion.

Wir wollen nun die physiologische Bedeutung der besprochenen Wirkungen betrachten. Dass die Speichelsekretion beim Hunde in der angegebenen Weise vom Kohlendioxydgehalt (von der Azidität?) des Blutes abhängt, fordert zu einer teleologischen Betrachtung auf. Wie in der Einleitung betont wurde, kann der Fall eintreten, dass ein Parallelismus zwischen der Intensität des Gesamtstoffwechsels und der einer besonderen Organfunktion vom Vorteil ist; in diesem Falle wird durch die Einrichtung, dass ein Abbauprodukt des Gesamtstoffwechsels die betreffende Funktion anregt, der gewünschte Regulationsmechanismus gegeben sein. Ein Parallelismus zwischen Stoffwechsel und Speichelsekretion ist nun beim Hunde aus dem Grunde zweckmäßig, weil bei ihm der Speichel dieselbe Bedeutung für die Wärmeabgabe hat, wie beim Menschen der Schweiß[35]). Es ist allbekannt, dass sich der Hund bei körperlicher Arbeit der Wasserverdunstung von der Zungen- und Mundhöhlenschleimhaut bedient, um sich des Überschusses zu entledigen. Bei Steigerung des Stoffwechsels, also etwa bei körperlicher Arbeit, steigt nun der CO_2-Gehalt des Blutes, eventuell (bei Sauerstoffmangel) auch der Milchsäuregehalt, und dies begünstigt durch die Wirkung auf die Speichelsekretion den erwähnten Modus der Wärmeabgabe. Es wäre von Interesse zu untersuchen, ob CO_2 beim Menschen in ähnlicher Weise auf die Schweißsekretion wirkt. Der „kalte Schweiß" der Agonie könnte dann etwa durch asphyktische Anhäufung von CO_2 erklärt werden. Eine solche Wirkung des asphyktischen Blutes ist tatsächlich erwiesen, nur liegt der Angriffspunkt zentral[36]).

Dass in meinen Versuchen die Sekretion durch Pilokarpin erzeugt war, hindert nicht, auf physiologische Verhältnisse Schlüsse zu ziehen.

Starling hebt bei Gelegenheit einer allgemeinen Besprechung der Hormonenwirkung hervor, dass wir zwischen Reizstoffen, die normalerweise im Organismus entstehen, und solchen, die pharmakologisch wirksam sind, keinen prinzipiellen Unterschied machen können. Wir haben also keinen Grund anzunehmen, dass wir mit solchen Stoffen unphysiologische Verhältnisse erzeugten. Die geltenden Anschauungen über den nervösen Mechanismus der Speichelsekretion schließen nicht aus, dass pilokarpinähnlich wirkende Stoffe gelegentlich im Organismus erzeugt würden, noch weniger, dass

35) Die verdauende Funktion des Speichels tritt ja bei den Fleischfressern in den Hintergrund. S. bei F. N. Schulz, in Oppenheimer's Handbuch der Biochemie. 3. Bd., 1. Teil, S. 38.

36) S. bei Metzner in Nagel's Handbuch. Bd. 2, S. 414.

solche in früheren Stadien der Phylogenese erzeugt wurden; d. h. dass die Reaktion der Drüse auf Pilokarpin der Überrest einer einst physiologisch wichtigen, jetzt vielleicht ganz funktionslos gewordenen Einrichtung wäre. Ich möchte dies nur als möglich, nicht als wahrscheinlich hinstellen. Es handelt sich nämlich hier nicht genau darum, dass sich ein chemischer Erregungsmodus gegen einen nervösen im Laufe der Phylogenese verschoben habe. Einen solchen Prozess müssen wir allerdings mit Starling als wahrscheinlich annehmen, d. h. wir müssen uns vorstellen, dass mit der immer höhern Entwickelung des Nervensystems die nervöse Korrelation der Organe in immer größerem Umfange die Stelle der chemischen einnahm. Hier handelt es sich aber deswegen nicht genau um dieses, weil die Pilokarpinwirkung kein Beispiel für den rein chemischen Erregungsmodus ist, sofern wir den Angriffspunkt des Alkaloids in die Nervenendigungen und nicht in die Drüsenzellen selbst verlegen. Die Wirkung ist an das Nervensystem gebunden und so ist es nicht leicht wahrscheinlich zu machen, dass, sobald sekretorische Nerven einmal entwickelt waren, die Sekretion erst durch direkte Reizung der peripherischen Nervenendigungen erregt worden sei und dass später erst das Zentralnervensystem ins Spiel gekommen wäre. Doch bleibt eine solche Vorstellung, wie gesagt, immerhin möglich. Wie dem auch sei: wichtiger als diese Überlegungen ist für uns die Tatsache, dass sich die Pilokarpinsekretion der Chordasekretion ganz ähnlich verhält. Während maximaler Pilokarpinsekretion hat Chordareizung kaum einen Erfolg[37]). Bei beiden Arten der Reizung sind es eben die Nervenendigungen, von denen der Reiz den Drüsenzellen zuläuft. Ob die Endigungen von ihren Nervenfasern aus erregt werden oder irgendwie direkt, wird für den Erregungszustand und somit für die Funktionsweise der Zellen gleichgültig sein. Tatsächlich zeigt ja auch das Sekret die gleichen Eigenschaften. Auch die Blutgefäße der Drüse verhalten sich gleich; Pilokarpin erzeugt starke Erweiterung ebenso wie Chordareizung. Dass es im zeitlichen Verlaufe der Sekretion Unterschiede geben kann, wie eingangs erwähnt, hat hier natürlich nichts zu sagen. —

Eine teleologische Deutung für die beim Pankreas beobachtete Hemmungswirkung des Kohlendioxyds kann ich nicht geben; dies scheint auch nicht nötig, da sich diese Wirkung, wie wir gesehen haben, aus rein mechanischen Verhältnissen verständlich machen lässt.

Die Tatsache ist aber aus dem Grunde bemerkenswert, weil sie eine neue Erklärung für den Erfahrungssatz gibt, dass körperliche Ruhe für den normalen Ablauf der Verdauung von Vorteil ist. Man denkt ja dabei gewöhnlich wohl an eine „Ableitung“ zu

37) Schäfer's Text Book 1, p. 514.

den Muskeln. Es käme also hinzu, dass bei körperlicher Arbeit der CO_2-Gehalt des Blutes steigt, wodurch die Absonderung des Pankreassaftes gehemmt wird.

Über die Entwickelung der Spermien bei Conus mediterraneus Brug. und Vermetus gigas Biv.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von **Sergius Kuschakewitsch.**

Durch die älteren Untersuchungen, besonders diejenigen von Siebold, sind wir mit einem ausgeprägten Dimorphismus der Spermien bei Prosobranchiern bekannt geworden. Die Untersuchungen haben neuerdings an Bedeutung gewonnen, indem Meves nachwies, dass der Dimorphismus auch im Verhalten der Kerne, besonders des Chromatins, zum Ausdruck kommt. Ein Teil der Spermatozoen hat die normale Chromatinmasse, der andere Teil, für welche Waldeyer die Namen oligopyrene und apyrene Spermatozoen eingeführt hat, und die ich gemeinsam als atypische Formen bezeichnen werde, enthält entweder wenig oder gar kein Chromatin.

Trotz des größten Interesses, welches die apyrenen resp. oligopyrenen Spermien der Prosobranchier vom morphologischen sowie biologischen Standpunkte bieten, sind sie bis jetzt auffallend wenig untersucht worden. Zwar besitzen wir die schönen Arbeiten von Meves[1]) über die Spermatogenese bei *Paludina* und eine interessante Notiz von Lams[2]) über die Spermatogenese bei *Murex*, in welcher die Befunde des ersteren bestätigt werden. Wenn wir aber die große Mannigfaltigkeit der ausgebildeten Spermien der verschiedenen Vertreter der genannten Gruppe in Betracht ziehen, so ergibt sich von selbst, dass die Ergebnisse der erwähnten Autoren kaum ohne weiteres zu verallgemeinern sind, und dass die Erforschung der Spermienentwickelung bei möglichst vielen Formen mit Spermiendimorphismus höchst erwünscht sei. Ich habe meinen Aufenthalt auf der Zoologischen Station in Neapel im Frühjahr 1909 und 1910 benützt, um die apyrenen resp. oligopyrenen Spermatozoen bei allen mir zugänglichen und damals geschlechtsreifen Prosobranchiern mit zweierlei Samenkörpern kennen zu lernen und Material für spermatogenetische Untersuchungen zu konservieren.

Betrachtet man vergleichend die atypischen Spermien verschiedener Prosobranchier, so kann man sie in eine Reihe ordnen,

1) Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzelle. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 56, 1900, und Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entwickelung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. Ibid., Bd. 61, 1902.

2) Recherches concernant le dimorphisme des éléments séminaux chez le *Murex*. Ann. Soc. Méd. Gand., T. 89.

deren einzelne Glieder einen verschiedenen Grad von Atypie zeigen. So sind z. B. die oligopyrenen resp. apyrenen Spermien von *Paludina*, *Murex*, *Aporrhais*, *Tritonium* wurmförmige, bewegliche Gebilde, die der Vorstellung, die wir von den typischen Spermien haben, wenigstens äußerlich, kaum widersprechen. Die apyrenen Samenkörper von *Marsenia* behalten noch die wurmförmige Gestalt, zeigen aber schon eine viel geringere Beweglichkeit. Es schließen sich daran die spindelförmigen, ganz oder fast unbeweglichen Spermatozoen von *Nassa*, *Fusus*, *Columbella*, *Euthria* und die konischen, mit einem Büschel von Härchen versehenen Samenkörper von *Turritella* und *Cerithium*. An das Ende der Reihe sind die steifen und plumpen Riesenspermien von *Conus* und *Vermetus* zu stellen.

Bis jetzt ist nur die Entwickelung der ersten Glieder dieser Reihe Gegenstand von eingehenderen Untersuchungen gewesen. Ich habe mir vorgenommen, die ganze Reihe vergleichend zu untersuchen, wobei ich mit den atypischsten Formen meine Studien begann. Vorläufig bin ich mit der Spermatogenese bei *Conus* und *Vermetus* fertig und möchte die betreffenden Ergebnisse hier kurz besprechen. Ich hoffe in der allernächsten Zeit auch bezüglich der anderen oben genannten Formen mit zweierlei Spermien berichten zu können.

Conus mediterraneus.

Die eupyrenen Spermien von *Conus* sind von Retzius[3]), die apyrenen von Schiemenz[4]) beschrieben worden.

Mit der Spermatogenese der eupyrenen Samenkörper, die im großen und ganzen ebenso verläuft, wie es von Meves[5]) für *Paludina* geschildert wurde, werde ich mich nicht aufhalten. Es sei nur erwähnt, dass Mitochondrien schon bei den Spermatozyten erster Ordnung zum Vorschein kommen und bis zu den Spermatiden verfolgt werden können. Ein Synapsisstadium habe ich ebensowenig wie Meves bei tadellos mit Osmiumgemischen konservierten Hodenstückchen finden können.

Die Spermiogenese zeigt manche interessante Züge, die ich hier erwähnen möchte. Indem die chromatische Substanz der Spermatide sich an der Kernperipherie zu einer unvollständigen Hohlkugel sammelt, erscheint ein Nukleolus, der sich im Innenraum des Kernes befindet. Dann folgt ein Stadium, auf welchem der Nukleolus sowie die Mitochondrien dicht an der Kernmembran anliegend erscheinen, und zwar in der Region der Kernperipherie, die keinen Chromatinbelag zeigt. Dann weichen die beiderlei Gebilde (Nukleolus

3) Die Spermien der Gasteropoden. Biol. Unters., Bd. 13, N. F., 1906.

4) Bergh, Beiträge zur Kenntnis der Coniden, S. 95. Nova Acta d. Kais. Leopold. Carol. Deutsch. Ak. d. Nat., Bd. 65, 1895,

5) l. c.

und Mitochondrien) auseinander, wobei eine Zeitlang ein Verbindungsfaden zwischen ihnen ausgespannt bleibt, so dass ein Bild entsteht (Fig. 1), das an die Verhältnisse auf der viel diskutierten Fig. 29 von Wassilieff[6]) (Spermatogenese bei *Blatta*, Bukettstadium) erinnert. Dann verschwindet der Verbindungsfaden, und die Mitochondrien sowie der Nukleolus wandern zum entgegengesetzten Pol des Kernes. Die ersteren bilden kleine Ringe (oder Hohlkügelchen), die sich an der äußeren Oberfläche der Chromatinlamelle in einen Kreis ordnen. Der Nukleolus befestigt sich an der entsprechenden Stelle der inneren Oberfläche derselben Lamelle und bekommt eine konische Gestalt. Die Zentriolen, wie man an Präparaten beobachten kann, die mit anderen Methoden hergestellt wurden, befinden sich auch zuerst an dem chromatinlosen Pol der Spermatide,und hier setzt auch das Wachstum des Achsenfadens ein (Fig. 2). Später kommt aber die Wurzel des letzteren am entgegengesetzten Pol des Kernes unter den Mitochondrialkörpern zu liegen. Dieser Pol kann nunmehr als der hintere bezeichnet werden.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

An diesem Pol konzentriert sich das Chromatin immer mehr, wobei der Nukleolus in dasselbe sinkt und zu einem länglichen Gebilde wird (Fig. 3).

Das weitere Schicksal der einzelnen Teile der Spermatide ist folgendes. Die Chromatinmasse bildet den Kopf, der Nukleolus den Achsenstab des letzteren, wobei sein Vorderende zum Acrosom wird. Die Mitochondrien liefern, wie sonst, die Hülle des Mittelstücks. Es sei hier noch erwähnt, dass, indem der Kopf anfängt, sich zu verlängern, dicht an dem Spitzenstück ein kleines Gebilde sichtbar wird, welches bei der Anwendung der Benda'schen Färbung sich genau wie die Mitochondrialsubstanz verhält (Fig. 4). Es bleibt eine Zeitlang mit dem Acrosom durch einen Faden verbunden (Fig. 5), dann liegt es im Plasma frei (Fig. 6) und scheint in der Regel zu verschwinden.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Apyrene Spermien. Die Spermatozyten erster Ordnung, die als Ausgangspunkt für die beiderlei Spermien dienen, fangen an, stark zu wachsen, wobei auch die Masse der Mitochondrien bedeutend zunimmt. Dann kann der Prozess auf eine der drei folgenden Arten sich weiter entwickeln.

6) Die Spermatogenese von *Blatta germanica*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70, 1907.

1. (Fig. 7—8.) Der Kern wird blass, vielfach ist eine Verdichtung des Gerüstes wahrzunehmen. Seine Kontur wird stellenweise verschwommen, seine innere Struktur derjenigen des Plasmas ähnlich. Dann bleibt nichts mehr von dem Kerne übrig.

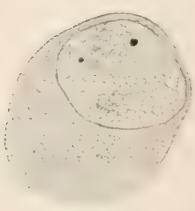


Fig. 7.

Fig. 8.

2. (Fig. 9—10.) Das Chromatin des Kernes sammelt sich zu einem Gitterwerk, der Kern zerfällt zuerst in zwei, dann weiter in mehrere Stücke, die bald als kompakte, vakuolisierte Kugeln aussehen. Allmählich werden sie ganz resorbiert, wobei im Plasma vorübergehend Körnchen auftreten, die andere färberische Eigenschaften als Chromatin und Mitochondrien zeigen und höchstwahrscheinlich als Zerfallprodukt des ersteren anzusehen sind.

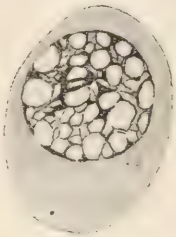


Fig. 9.

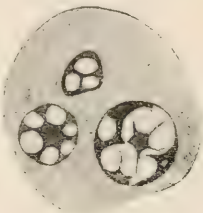


Fig. 10.

3. (Fig. 11—14.) Der Unterschied im Vergleich mit der soeben besprochenen Entwickelungsreihe besteht lediglich darin, dass der kompakt gewordene Kern, resp. seine beiden Zerstückelungsprodukte in eine bezw. zwei Gruppen von chromatischen Elementen zerfallen, die manchmal ganz deutlich gespaltet erscheinen und zweifellos Chromosomen entsprechen. Sie vereinigen sich zu 3—4 in kleinere

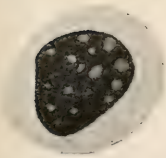


Fig. 11.

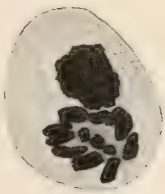


Fig. 12.

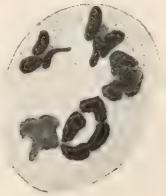


Fig. 13.

Fig. 14.

Komplexe, verlieren dann wieder ihre Individualität und verklumpen zu unregelmäßigen kompakten Chromatinkörperchen. Diese werden vakuolisiert und verschwinden allmählich genau wie in dem vorher geschilderten Fall.

Trotz aller Schwankungen in den drei angeführten Fällen der Entwickelung der apyrenen Spermien von *Conus* läuft diese immer darauf hinaus, dass der Kern der stark angewachsenen Spermatozyte erster Ordnung zugrunde geht und eine kernlose Spermatide entsteht, ohne dass es vorher zur Tei-

lung der Zelle käme. Die apyrenen Spermatiden lassen in ihrem Plasma Zentriole und Mitochondrien erkennen, die beide Ausgangspunkte für die weitere Differenzierung der Zelle bilden.

Das Zentriol erscheint meistens stabförmig (Fig. 15), oft auch zwei- oder viergeteilt. Aus ihm fangen an zwei Fäden zu wachsen

Fig. 15.

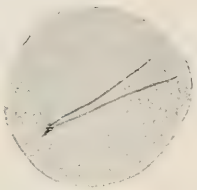


Fig. 16.

(Fig. 16), die allmählich die Oberfläche der Zelle erreichen und diese als freie Geißeln überragen (Fig. 17). Manchmal sind auf den inneren Abschnitten der Fäden sekundäre Zentriole als kleine Knötchen zu sehen.

Fig. 17.

Die Mitochondrien sind zuerst in Form von Körnchen oder Ringen im Plasma der Spermatide zu erblicken. Nachher zeigen sie die Neigung, sich in Reihen zu ordnen und geben den Ursprung fadenförmigen Elementen (Fig. 18). Diese färben sich zuerst nach der Benda'schen Methode genau wie Mitochondrien, dann bald werden sie nur nach EH-Färbung darstellbar. Indem die Spermatide an einer oder zwei Stellen einen halbspindelförmigen Vorsprung ausbildet, ordnen sich die auf die geschilderte Weise entstandenen Fäden so, dass sie einerseits mit ihren Enden bis zur Spitze des Vorsprungs hineinragen, mit dem anderen frei im Plasma zu enden scheinen. Sie verlaufen dicht unter der Oberfläche des Zellkörpers und sind zweifellos als die Koltzoff'schen formbestimmenden Elemente zu betrachten (Fig. 17). Die beiden Geißeln und das dazu gehörige Zentriol (resp. Zentriolenpaar) kommen an einer der Spitzen des Spermatozoons zu liegen (Fig. 17).

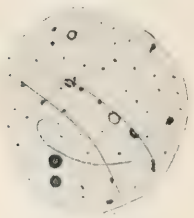


Fig. 18.

Im Laufe der Entwickelung bilden sich in der Spermatozyte resp. Spermatide eine oder mehrere große Vakuolen aus, die für den fertigen Samenkörper höchst charakteristisch sind (Fig. 15, 17).

Vermetus gigas.

Apyrene Spermien. Auch hier setzt die Ausbildung der atypischen Spermien damit ein, dass Plasma und Kern der Spermatozyte erster Ordnung sehr stark wachsen, wobei die Zelle eine

längliche Gestalt annimmt. Es kommt dabei öfters ein Zentriolenpaar mitten in einer Anhäufung dichteren Plasmas zum Vorschein. Das Chromatin des Kernes sammelt sich in größere Elemente, die den Kernraum fast vollständig ausfüllen. In einigen Fällen kommt es dabei vorübergehend zur Bildung von echten Chromosomen, die auch einen deutlichen Längsspalt aufweisen können. Dann schwindet die Kernmembran und die Chromatinelemente (Karyomeriten) liegen frei im Plasma (Fig. 19—21).

Fig. 19.

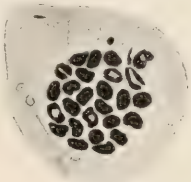


Fig. 20.

Fig. 21.

Im weiteren Verlaufe der Entwickelung sind hauptsächlich zweierlei Bildungen zu besprechen: das zentrale Faserbündel und die Eiweißkugeln, die beinahe zur selben Zeit zum Vorschein kommen.

Noch vor der Auflösung des Kernes in einzelne Karyomeriten oder gleich nach derselben wird an einem Pol der Zelle ein Haufen von Körnchen sichtbar, die sich mit Eisenhämatoxylin außerordentlich scharf färben und allem Anschein nach sekundäre Zentriole darstellen. Von ihnen gehen Fibrillen hervor, die zuerst divergierend verlaufen können (Fig. 21), dann aber sich parallel anordnen und der Ansammlung von Karyomeriten entgegen wachsen. Sie treten mit einzelnen Karyomeriten sekundär in Verbindung, wie man sich an günstigen Schnitten leicht überzeugen kann (Fig. 22). Auf diese Weise wird das axiale Faserbündel angelegt, welches allmählich zu einem mächtigen spindelförmigen Gebilde wird. Nur sein verhältnismäßig kurzer Mittelabschnitt liegt im Innern des fertigen Spermatozoons eingebettet, für dessen länglich-ovalen Körper er als Stütze dient. Sonst aber läuft das Faserbündel nach den beiden Richtungen als zwei sehr lange Fäden frei aus (Fig. 23).

Das Plasma der Spermatozyte differenziert sich auf die Weise, dass eine größere Anzahl von Kammern entsteht, deren Wände aus dichterem Material, die Innenräume aus einem viel lockereren, helleren bestehen. In diesen Kammern werden Eiweißkugeln allmählich gebildet. Zuerst erscheinen sie als unregelmäßige, bald ganz homogene, bald eine wabige Struktur aufweisende Gebilde, die sauere Farbstoffe stark absorbieren. Dann runden sie sich ab, und es treten in ihnen entweder eine zentrale größere oder mehrere kleinere an der Peripherie gelegene Vakuolen auf. Der Inhalt dieser Vakuolen scheint sich nachher stark zu verdichten, da sie bei dem Differenzieren nach der EH-Färbung den Farbstoff sehr lange be-

halten. Die Eiweißnatur der beschriebenen Kugeln lässt sich leicht bei künstlicher Verdauung feststellen.

Während des Wachstums der Eiweißkugeln liegt ein Teil der Karyomeriten in den Wänden der obigen Kammern zerstreut.

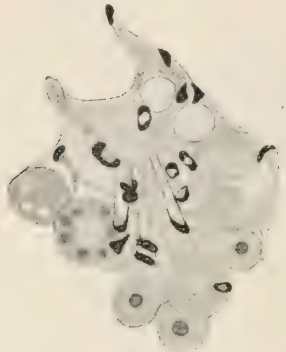


Fig. 22.

Das ausgebildete Spermatozoon sieht tatsächlich wie ein Maiskolben aus (Fig. 23), mit dem v. Brunn[7]) es verglichen hat, wobei das spitz nach den beiden Richtungen auslaufende Faserbündel dem Fruchtboden, die Eiweißkugeln den Körnern entsprechen. Die Karyomeriten sind im Laufe der Spermiogenese total aufgebraucht worden, so dass wir nunmehr ein apyrenes Gebilde vor uns haben.

Die Mitochondrien sind in den Spermatozyten recht spärlich vorhanden und scheinen bei dem Aufbau des Spermatozoons keine Rolle zu spielen.

Nach dem Geschilderten finden auch bei *Vermetus* keine Reifeteilungen der atypischen Spermatozyten statt. Nichtsdestoweniger sind — zwar in den seltensten Fällen — Halbspindeln resp. mehrpolige Spindeln in diesen zu beobachten.

Wenn das Hauptergebnis der Untersuchungen von Meves[8]), die sich auf *Paludina* bezogen, dasjenige war, dass „ein vollständiger Parallelismus in der Entwickelung der wurmförmigen mit anderen Samenfäden besteht", so lauten meine Befunde für *Conus* und *Vermetus* ganz anders. Nämlich in den beiden Fällen wird die Spermatozyte erster Ordnung unmittelbar zur Spermatide, ohne die zwei Reifeteilungen

7) Weitere Funde von zweierlei Samenkörperformen in demselben Tier. Zool. Anz., Bd. 7, 1884.

8) l. c., 1902.

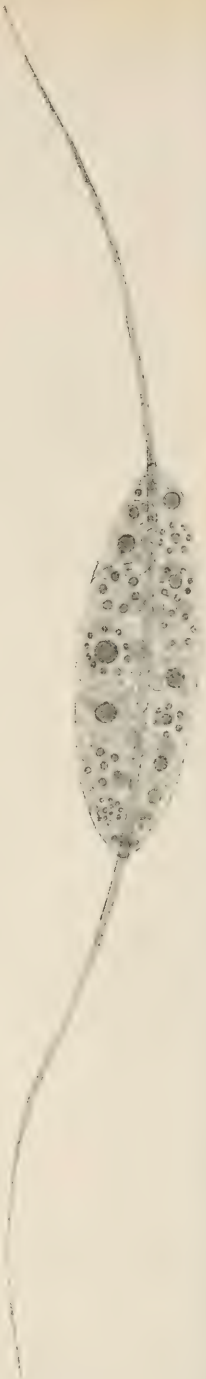


Fig. 23.

durchzumachen, indem der Kern auf die eine oder andere Weise schwindet und verschiedene Organellen resp. Einschlüsse zum Vorschein kommen.

Es fragt sich nun, ob wir überhaupt die betreffenden Gebilde als Spermien auffassen dürfen, um so mehr, als wir ihre Bedeutung bei der Befruchtung noch nicht kennen? Dazu, glaube ich, sind wir gerade durch den Vergleich mit atypischen Spermien, wie sie bei *Paludina* und *Murex* entstehen, berechtigt, da es kaum denkbar ist, dass in der gut begrenzten Gruppe der Prosobranchier die aus den Spermatozyten erster Ordnung neben den typischen Spermien entstehenden Gebilde eine verschiedene morphologische Bedeutung bei einzelnen Vertretern haben könnten. Es ist auch kaum zu zweifeln, dass die Zustände, wie sie bei den von mir untersuchten Formen vorliegen, von denjenigen abzuleiten sind, die bei *Paludina* und *Murex* herrschen. Schon bei der ersteren Form kommen Lähmungserscheinungen bei den Reifeteilungen zum Vorschein, so dass diese atypisch verlaufen (Beteiligung von nur einem Teil der Chromosomen an den Mitosen). Bei *Murex* ist die erste Reifeteilung oft so gehemmt, dass die beiden Tochterkerne in einem gemeinsamen Plasmaleib liegen. Andererseits sowohl bei *Conus* als auch bei *Vermetus* treten sporadisch Prozesse auf, die als Rückschläge aufzufassen sind und auf andere, kompliziertere Verhältnisse bei ihren Vorfahren hindeuten (Ausbildung der Chromosomen bei *Conus* und *Vermetus*, Bildung von Spindeln bei *Vermetus*).

Infolgedessen, trotz aller Unterschiede, welche die atypische Spermatogenese von *Conus* und *Vermetus* im Vergleich mit derjenigen von *Paludina* aufweist, sind die Ergebnisse meiner Untersuchungen ebenso wie die von den Meves'schen in keiner Weise zugunsten der v. Brunn'schen Hypothese[9]) zu verwerten, laut welcher die atypischen Spermien der Prosobranchier rudimentäre Eier seien, deren Auftreten ein Ausdruck des ursprünglichen Hermaphroditismus unserer Molluskengruppe dokumentiert. Die Irrtümlichkeit der Annahme von v. Brunn wird besonders in dem Fall von *Conus* klar, wo neben den apyrenen Spermien auch echte Eier in den Hoden sehr häufig in größerer Zahl erscheinen.

München, Zoolog. Institut, den 17. Juni 1911.

Figurenerklärung.

Alle Figuren sind auf der Höhe des Arbeitstisches mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparats bei der Vergrößerung Objekt. Apochr. 2, Kompensationsokul. 12 gezeichnet worden (die Fig. 23 wurde bei der Reproduktion auf $^2/_3$ der ursprünglichen Größe verkleinert). Die Fig. 1, 3—6 beziehen sich auf Präparate, die nach Benda fixiert, bearbeitet und gefärbt wurden, die übrigen auf solche, die nach Behandlung mit Osmiumgemischen mit EH tingiert wurden.

9) Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von *Paludina vivipara*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23, 1884.

Ein Versuch über die Wärmeempfindlichkeit von Zoëa-Larven.

Von Dr. Bastian Schmid.

Um die Wärmeempfindlichkeit kleiner *Zoëa*-Larven zu prüfen, bediente ich mich eines Apparates, den ich mir aus einem Erlenmeyer-Kolben und einem Liebig'schen Kugelkühler in der Weise zusammenstellte, dass ich letzteren mittels eines durchbohrten Korkes dem Kolben aufsetzte und innerhalb der beiden Gefäße je einen Thermometer anbrachte.

Damit die Tiere nicht etwa verleitet werden konnten, infolge des bei den meisten Arten vorhandenen negativen Heliotropismus, sich innerhalb des schwarzen Schlauchstückes zu verbergen, das bei vielen Kühlern wasserdicht zwischen der Berührungsstelle von Kühlrohr und -mantel angesetzt ist, bevorzugte ich einen Kugelkühler, der dieser Hülsen nicht bedarf.

Ich füllte zunächst den Erlenmeyer-Kolben mit leerem Seewasser, das Kühlerrohr aber mit solchem, in welchem sich die genannten Larven befanden. Das Wasser im Kolben wurde auf 25—30° erwärmt, während oben die Kühlung ging, und ich dort die Temperatur auf 18° hielt.

Nun kommt es häufig vor, dass Planktonwesen in engeren Röhren sich nicht immer schwebend erhalten, sondern sinken, dass jedoch auch eine Anzahl von Tieren gleichwohl imstande ist, sich sogar nach oben zu begeben und mitunter kräftige, ruckartige Bewegungen auszuführen. Auch im vorliegenden Falle konnte beides konstatiert werden. Interessant aber ist, wie verschiedene Tiere, sobald sie an die **Temperaturgrenze** herankommen, mit einem lebhaften Ruck sich nach oben begeben. Diejenigen, welche in der Sinkbewegung sind und in die verderbliche Zone geraten, finden ohne weiteres einen schnellen Tod.

Über den Heliotropismus von Cereactis aurantiaca.

Von Dr. Bastian Schmid.

Cereactis aurantiaca ist eine gegen 10 cm große, lebhaft gelb und rot gefärbte, in Neapel auftretende Actinie, die sich nach meiner Erfahrung für heliotropische Versuche besser eignet wie die dort häufiger vorkommenden Actinien (*A. equina*, *A. sulcata*, *A. cari* etc.). Bedeckt man das Bassin, in welchem sich das Tier befindet, mit einem schwarzen Pappkasten, der etwa auf der schmäleren Vorder- und Hinterseite durch Schieber geöffnet werden kann, und macht man zunächst vollständig dunkel, so ist nach einiger Zeit ein Einziehen der Tentakeln und ein Langstrecken des Körpers zu beob-

achten. Lässt man plötzlich volles Tageslicht einwirken, dann kontrahiert sich der Körper und die Tentakeln breiten sich rosettenartig aus, vielfach so, dass der ganze Leib davon bedeckt wird. Bemerkenswert ist die Einstellung der Rosette in der Richtung zur Sonne.

Bei gedämpftem Licht bewegt sich das Tier der belichtetsten Stelle zu. Dasselbe ist auch der Fall bei Anwendung von rotem, gelbem, grünem und blauem Licht. Stellt man in eine der Öffnungen abwechselnd eine mit Kaliumdichromat oder Kaliumchromat oder Methylgrün oder Kupfervitriol gefüllte Küvette so ein, dass jegliches andere Licht ausgeschaltet wird, so kann man sich bald überzeugen, dass gelb und rot auf die Entfaltung der Tentakeln eine

andere Einwirkung ausüben als grün und blau. Alle diese Reaktionen treten verhältnismäßig bald ein, so beispielsweise der Übergang von dunkel in hell in kurzer Zeit, das umgekehrte tritt in 5—7 Minuten ein.

Zum Schlusse noch eine Bemerkung zu *Actinia sulcata*. Bei diesem Tier, das sich im Gegensatz zu *Cereactis aurantiaca* gleich der *Actinia equina* und anderen vielfach an der Glaswand des Aquariums festsetzt, konnte ich nach längerer Verdunkelung beobachten, dass es seine Tentakeln senkt (siehe Abbildung!) und eine Art Schlafstellung einnimmt. Manche der Tiere begeben sich auf den Boden des Gefäßes um dort unbeweglich zu verharren. Bei Belichtung tritt vielfach eine augenblickliche Bewegung der Tentakeln ein, mitunter aber auch erst nach mehreren Minuten.

B. Němec: Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen.

Mit 119 Abb. u. 5 Taf., 532 S. Berlin (Gebr. Borntträger) 1910.

Den größeren Teil des Buches widmet der Verf. den Ergebnissen seiner vieljährigen Studien über das Verhalten des pflanzlichen Zellkernes, indem er sie zusammenfasst und durch neue

Versuchsergebnisse ergänzt. In sechzehn Kapiteln dieses speziellen Teiles werden behandelt: Kernteilungen in chloralisierten Wurzelspitzen und Seitenwurzelbildung an chloralisierten Hauptwurzeln; Kernverschmelzungen und ähnliche Vorgänge während der Endospermbildung; vielkernige Zellen der Euphorbiaceen; vielkernige Riesenzellen der *Heterodera*-Gallen; Karyomerenbildung bei den Pflanzen; Einfluss des Chloroforms auf die Kern- und Zellteilung im allgemeinen und auf die Pollenbildung bei *Larix decidua*; Verwundung, Kernteilung und Kernübertritte; scheinbare Geminibildungen in vegetativen Zellen; Chromosomenentwickelung und die Rekonstruktion der Zellkerne; Veränderungen der Chromosomenform durch äußere Umstände; Einfluss der Plasmolyse auf die Kern- und Zellteilung; Ausgabe von ungelösten Körperchen aus dem Kern; Mikrochemie der Zellkerne und der Teilungsfiguren.

Dem größten Teil dieses Gebietes kann man nur durch umständliche Beschreibungen beikommen. Der Verf. beklagt es, dass er diesen Weg auch in der Behandlung der Mikrochemie einschlagen muss. Ohne Eingehen auf zytologische und morphologische Einzelheiten kann man dem Buche nicht gerecht werden; kurze Überblicke wird die Besprechung deswegen nicht bieten können.

Der Verf sucht Erscheinungen im vegetativen Leben der Pflanzenzelle, die den Befruchtungsvorgängen überhaupt und Stadien solcher sich an die Seite stellen lassen. Solche Berührungspunkte findet er in mehrkernigen Zellen.

Die Chromosomenreduktion und die Kernverschmelzungen spricht Verf. als autoregulative Vorgänge an, wobei er zugibt, dass sie nur unter bestimmten äußeren und inneren Bedingungen vor sich gehen können. Weiter soll damit keineswegs geleugnet werden, „dass die Kernverschmelzung bei der Befruchtung, wo es sich um Mischung von zweierlei lebendigen Substanzen handelt, ebenso wie der Reduktionsvorgang physiologisch und ökologisch wichtige Folgen haben kann. Mir ging es nur darum, den Vorgang der Kernverschmelzung von der rein kausalen Seite klarzulegen". Die wichtigsten Studien Němec's beziehen sich auf Chromosomen. „Die Chromosomen der allotypischen Teilungen haben, ungeachtet der Gruppierung der einzelnen Stäbchen, eine andere Gestalt als jene der vegetativen Teilungen. Es ist uns gelungen nachzuweisen, dass die Chromosomengestalt durch äußere Faktoren beeinflusst werden kann und dass daher einige Eigenschaften der allotypischen Teilungen von äußeren und inneren Faktoren abhängig sind, welche keineswegs nur für die allotypischen Teilungen kennzeichnend sein müssen." Die mikrochemische Untersuchung nach einer in den Chromosomen konstant vorkommenden Substanz hat erwiesen, „dass die mikrochemischen Eigenschaften des Kernes während seines Entwickelungsganges einer auffallenden periodischen Veränderung unterworfen sein können

und da dieselben kaum im Kerne spontan, sondern in Abhängigkeit vom Zytoplasma und dem physiologischen Zustande des ganzen Organs oder Organismus vor sich gehen, so bin ich zum Schluss gekommen, dass der Kern weder selbständig die erblichen Eigenschaften übertragen, noch selbständig die Differenzierungsvorgänge auslösen kann, sondern dass alle diese Vorgänge in Mitwirkung mit dem Zytoplasma vor sich gehen." An diese Untersuchungen reihen sich an solche über Ausgabe von ungelösten Körperchen aus dem Kerne. Verschiedene Umstände, u. a. das Verhalten, die Anwesenheit und die Zahl der Stärkekörner „zusammen mit der Erscheinung, dass in anderen Fällen eben im Zytoplasma von Teilungsfiguren enthaltenden Zellen spezifische Körnchen fixiert erscheinen, beweisen, dass gleichzeitig mit den Veränderungen in dem zur Teilung sich vorbereitenden Kern auch solche im Zytoplasma stattfinden", p. 296.

Das Kapitel XX behandelt vegetative und geschlechtliche Kernverschmelzungen samt dem Verhalten der Kerne in den Gametangien der *Mucor*-Arten, den Oogonien und Antheridien der *Peronospora*, *Albugo* u. a. Pilzen. Der Verf. sucht durch eine Hilfshypothese (p. 434) etwas Klarheit in die etwas verworrenen Ansichten zu bringen, was alles hier zu verfolgen unmöglich ist. Innig damit verbunden sind die Studien des Verf. über die Reduktion der Chromosomenzahl (Kap. XXI) und die Bedeutung der Chromosomenzahl für den Generationswechsel (Kap. XXII). Der Verf. äußert sich hierzu: Die autoregulative Verminderung der Chromosomenzahl (Němec) hielt Straßburger für eines der botanischen Beispiele, das gegen die Individualität der Chromosomen oft zeugen musste. Er glaube nachgewiesen zu haben, dass sich die verschiedenen Arten der autoregulativen Chromosomenreduktion ganz leicht in Übereinstimmung bringen lassen mit der Individualitätshypothese, „allerdings die direkte Reduktion auf Grund der Hilfshypothese, dass bei derselben die einfachen Chromosomen eigentlich durch Verschmelzung von je zwei Schwesterchromosomen entstanden sind, ähnlich wie das ohne weiteres für die zweite allotypische Kernteilung angenommen wird, wenn bei derselben einfache Chromosomen auftreten, die dann scheinbar längsgespalten werden." Die Verminderung kann ebensowenig gegen die Theorie der Individualität der Zellen sprechen als gelegentliche Zellverschmelzung z. B. bei der Befruchtung. Im übrigen spricht ja die Annahme einer parallelen Konjugation und noch mehr der Endverschmelzung je zweier Chromosomen „gegen die gangbaren Vorstellungen über ihre Struktur und über die gesetzliche Aufeinanderfolge der Pangene (Erbeinheiten), aber man muss bedenken, dass diese Vorstellungen zum größten Teile hypothetisch sind und dass man sie daher nicht als Axiome zu nehmen braucht".

Die Zytologen gehen anerkannterweise sehr freigebig um mit Benennungen und Konstruktionen. Man darf dem Verf. daher die weitläufige Besprechung der Arbeiten anderer Forscher nicht verübeln. Begreiflich ist die ausführliche Behandlung (p. 296—369) der Mikrochemie der Zellkerne und der Teilungsfiguren, die mit dem Geständnis schließt: etwas Sicheres über diese Struktur der Chromosomen, nämlich die molekulare oder mizellare, wissen wir nicht. — Gleichwohl wäre hier und da kürzere Fassung des allgemeinen Teiles (p. 369—526) am Platze gewesen. **A. Maurizio.**

Friedrich Czapek: Über eine Methode zur direkten Bestimmung der Oberflächenspannung der Plasmahaut von Pflanzenzellen.

86 S., 3 Textfig. Jena 1911.

Die von Czapek erdachte Methode dient dazu, die Oberflächenspannung der Plasmagrenzschicht zu bestimmen. Sie stellt gewissermaßen ein Seitenstück zur biologischen Bestimmung des osmotischen Druckes in Pflanzenzellen durch Plasmolyse dar.

Die Grundlage der Methode liefern verschiedene Gesetzmäßigkeiten, die von Czapek kombiniert und ergänzt wurden. Das Ergebnis ist die Feststellung, dass die Impermeabilität des Plasmas für gelöste Stoffe verloren geht, wenn die Zellen in Lösungen gebracht werden, deren Oberflächenspannung genügend hinter der reinen Wassers zurücksteht. Und zwar beginnt dieser Vorgang stets bei einer gewissen Grenzoberflächenspannung, deren Größe unabhängig von der chemischen Natur der benutzten Flüssigkeit ist.

Als Zeichen der Durchlässigkeit der Plasmahaut wurde das Verschwinden von Gerb- oder Farbstoffen aus dem Zellsaft benutzt. Als Flüssigkeiten mit niederer Oberflächenspannung dienten wässerige Lösungen von Alkoholen, Ketonen, Estern und verschiedenen Kolloiden. Deren Oberflächenaktivität wurde mit Hilfe eines Apparates gemessen, der es gestattete, den zum Durchpressen einer Luftblase notwendigen Druck abzulesen.

Es ergab sich nun für eine große Anzahl von Stoffen und von Pflanzenzellen das übereinstimmende Resultat, dass die Durchlässigkeit an einen Grenzwert gebunden ist, der 0,68 beträgt, wenn der Wert für Wasser = 1 gesetzt wird. Manche Stoffe zeigten unterhalb dieser Grenze eine spezifische Giftwirkung, keiner aber wurde gefunden, der bei einer stärkeren Erniedrigung der Oberflächenspannung als 0,68 nicht die Durchlässigkeit des Plasmas hervorgerufen hätte.

Die sich ergebenden physikalisch-chemischen Regeln für die Tensionserniedrigung durch verschiedene Stoffe können hier nicht wiedergegeben werden. Wichtiger sind an dieser Stelle die biologischen Folgerungen. Es wird geschlossen, dass die Oberflächen-

spannung des lebenden Plasmas mit dem gefundenen Grenzwerte 0,68 zusammenfalle. Dieser Wert ist gleichzeitig der äußerste, auf den in Spuren wirksame emulgierte Neutralfette die Tension des Wassers erniedrigen können. So hält es der Verf. für wahrscheinlich, dass gerade solche für die Eigenschaften des plasmatischen Grenzhäutchens verantwortlich zu machen sind. Dieser Schluss wird gestützt durch den Befund, dass dieselbe H-Ionen-Konzentration von $^{n}/_{6000}$, die Verseifungsgrenze für Neutralfette und die Giftigkeitsgrenze für Pflanzenzellen darstellt.

Czapek glaubt daher die von Overton den Lipoiden zugeschriebene Rolle mit größerer Wahrscheinlichkeit den Neutralfetten zuerteilen zu dürfen. Die Overton-Meyer'sche Theorie wird dadurch im Grunde nicht beeinflusst. Tensionserniedrigung und Narkose sind nicht dasselbe; denn bei Chloroform und Chloralhydrat fallen die beiden Wirkungen nicht zusammen. Die Tensionserniedrigung „ist eine Wirkung auf die osmotisch wirksame Plasmahaut, während sich die Vorgänge der Narkose im inneren Zellplasma abspielen". Im übrigen stimmen die Erfahrungen von Czapek gut mit denen der genannten Forscher überein, was seine Ursache offenbar darin hat, „dass die stark oberflächenaktiven Stoffe gerade unter den organischen lipoidlöslichen Substanzen in größter Anzahl vorkommen und dass die narkotisch wirksamen Stoffe hier gleichfalls in größter Anzahl vertreten sind".

Czapek nimmt an, dass die einwirkende oberflächenaktive Substanz entsprechend dem Gibbs'schem Theorem die für die Impermeabilität der Plasmahaut verantwortlichen Stoffe verdränge und dadurch die Durchlässigkeit bewirke. Diese Hypothese eröffnet, wie die ganze Arbeit, mannigfache Ausblicke, deren Weite erst neue Untersuchungen auf dem vom Verf. angeschnittenen Gebiete deutlich machen werden. **E. G. Pringsheim (Halle).**

Erwin Baur: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre.

293 S., 80 Textfig. u. 9 farb. Tafeln. Berlin 1911.

Das Baur'sche Buch enthält eine sehr klare[1]) Darstellung der Vererbungslehre vom Standpunkte der Bastardierungsforschung. Eben dieser Standpunkt bedingt eine gewisse Beschränkung, die aber der scharfen Abgrenzung des tatsächlich Bekannten vom Hypothetischen sehr zugute kommt.

Der Hauptinhalt ist der Darlegung der Spaltungsgesetze und ihrer wissenschaftlichen und praktischen Anwendung gewidmet. Die Beispiele für die verschiedenen Erscheinungen bei Mendel'-

1) Mangelhaft erscheint dem Ref. nur an einer Stelle die Einführung neuer Begriffe ohne besondere Definition. Es werden auf S. 21 die Ausdrücke Sippe und reine Linie gebraucht, ohne dass bis S. 29 zu ersehen wäre, was darunter zu verstehen ist.

schen Spaltungen werden meist des Verfassers eigenen Untersuchungen entnommen, bei denen vorwiegend *Antirrhinum majus* als Versuchsobjekt gedient hat. Die wichtigsten Experimente werden durch besonders schöne farbige Tafeln illustriert. Zur Ergänzung werden Ergebnisse anderer Forscher besprochen und durch Textabbildungen veranschaulicht.

Verhältnismäßig kurz werden die statistischen Methoden mit ihren Rechnungen und Kurven behandelt, über die ja von Johannsen ein ausführliches Buch vorliegt.

Die Darstellung der Spaltungsregeln geht von der einfachsten Erscheinung aus, also von den Erblichkeitsverhältnissen von Bastarden zwischen Formen, die sich nur durch eine Erbeinheit unterscheiden. Dabei wird besonders der Unterschied und das Verhältnis zwischen äußerlich sichtbaren Merkmalen und Erbeinheiten wiederholt betont. Vom Einfachen schreitet dann der Verf. zu den komplizierteren Fällen vor, die auf diese Weise leicht fasslich werden. Scheinbare Ausnahmen werden auf die Mendel'schen Regeln zurückgeführt. Schließlich zeigt es sich dann, dass auch das Problem der Geschlechtsvererbung von der Bastardforschung her Licht erhält und dass selbst die Artbastarde offenbar denselben Gesetzen folgen, wenn bei ihnen auch der Unterschied zwischen den Eltern auf der Differenz so vieler Erbeinheiten beruht, dass eine vollkommene Analyse noch unmöglich ist.

Da wo eine Antwort auf Grund experimenteller Befunde noch unmöglich ist, bei der Frage nach der Entstehung neuer Erbeinheiten, der Erscheinung der sogen. Mutation, wird die Mangelhaftigkeit unserer Kenntnisse offen eingestanden. So bleibt freilich der Nutzen des experimentell Erreichten für die Abstammungslehre gleich Null. Die Situation ist heute aber doch wesentlich geklärt, denn man sieht nun, dass alle älteren deszendenztheoretischen Erörterungen auf Sand gebaut haben, dass nur experimentell konstatierbare Erwerbungen neuer Erbeinheiten eine sichere Basis für die Lehre von der Ensstehung der Arten auseinander abgeben. Durch die intensive experimentelle Arbeit der letzten Jahre auf dem einschlägigen Gebiete ist die Übersichtlichkeit gegenüber älteren Darstellungen erhöht.

An vielen Stellen tritt die durch eingehendes Durchdenken der Zusammenhänge erworbene Klarheit des Verf. in die Erscheinung, so dass das Buch nicht allein als sehr brauchbare „Einführung" zu empfehlen ist, sondern auch demjenigen von Nutzen sein wird, der die weitläufige Literatur des Gebietes selbst zu verfolgen imstande ist.

E. G. **Pringsheim (Halle).**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. 15. September 1911. № 18.

Inhalt: **Koch**, Über die geschlechtliche Differenzierung und den Gonochorismus von *Hydra fusca*. — **Höber**, Martin H. Fischer's Lehre von der Bindung des Wassers in den Zellen. — **Kowalewsky**, Der geschlechtsbestimmende Faktor bei Tieren.

Über die geschlechtliche Differenzierung und den Gonochorismus von Hydra fusca.

Von **Wilhelm Koch.**

(Aus dem zoologischen Institut in München.)

Inhaltsverzeichnis.

1. Einleitung.
2. Material und Methode.
3. Verlauf der Kulturen.
   a) Einfluss der Temperatur auf die Entwickelung von Geschlechtsprodukten.
   b) Einfluss des Hungers auf die Entwickelung von Geschlechtsprodukten.
   c) Gonochorismus.
   d) Depression und geschlechtliche Fortpflanzung.
4. Zusammenfassung und Schluss.
5. Literaturverzeichnis.

1. Einleitung.

Über die Geschlechtsbildung der Süßwasserpolypen entstand in den letzten Jahren eine große Anzahl Arbeiten. In mehreren vorläufigen Mitteilungen hatte Nussbaum über seine Untersuchungen der Jahre 1891—1897 in den Sitzungsberichten der Niederrheinischen Gesellschaft und im Biologischen Centralblatt kurz berichtet, aber erst im Jahre 1906 erschien die erste umfassendere Arbeit über die Geschlechtsbildung und Knospung der *Hydra fusca* von R. Hertwig. Ich habe die erste wie die folgenden *Hydra*-Arbeiten, die aus der Hertwig'schen Schule stammten, bereits in einer vor-

läufigen Mitteilung (1. März 1911) hier eingehender referiert und möchte nur nochmals hervorheben, dass nach Hertwig die Ursache der Entstehung von Geschlechtsprodukten stets eine Temperaturerniedrigung war. Regelmäßig entwickelte *Hydra fusca* in Kälte Hoden, und zwar wurden sowohl Hunger- wie Futterkulturen in Kälte geschlechtsreif. Die Hertwig'schen Kulturen wurden von seinem Schüler Krapfenbauer fortgesetzt. Auch er fand regelmäßig, dass die Geschlechtsbildung bei *Hydra fusca* stets in Kälte eintrat. Im Jahre 1907—1908 wurde von einem anderen Schüler Hertwig's, Frischholz, an *Hydra* gearbeitet und zwar über die Depressionserscheinungen und die geschlechtliche Fortpflanzung. Das wichtigste Resultat seiner Untersuchungen war die Feststellung ganz bestimmter Temperaturen, die eine Geschlechtsproduktion bewirken, und zwar ergab sich, dass *Hydra fusca* bei ca. 10° C., *Hydra grisea* dagegen bei ca. 20° C. geschlechtsreif wird. Die Frischholz'schen Resultate wurden in Zweifel gestellt durch eine Arbeit von Nussbaum, die im letzten Jahre erschien. Nach Nussbaum soll die Entwickelung von Geschlechtsprodukten unabhängig von der Temperatur allein durch Hunger bewirkt werden, es sollen die Tiere, die nach reichlicher Fütterung plötzlich in dauernden Hungerzustand versetzt werden, Eier oder Hoden entwickeln. Zu demselben Resultat war auch schon vorher (1906) E. Schultz gekommen, der die Hungererscheinungen bei *Hydra fusca* eingehend untersuchte. Es heisst bei ihm: „in allen von mir untersuchten Fällen erhielt ich durch Hunger Hodenbildung". Hanel, die die Nussbaum'sche und Schultz'sche Arbeit erwähnt, äußert sich dazu: „Ich kann nur darauf erwidern, dass ich in meinen Kulturen bei vollständiger Abwesenheit von Nahrung auch niemals eine einzige geschlechtsreife *Hydra* fand. Dagegen traten zu gewissen Zeiten in meinen Futterkulturen geschlechtsreife Individuen epidemisch auf. Dieselbe Beobachtung hat auch Hertwig bei *Hydra fusca* gemacht, der diese Erscheinungen auf eine andere Ursache zurückführt, nämlich auf die Herabsetzung der Temperatur. Es scheint aber, dass sich diese Erfahrung auch nicht verallgemeinern lässt. Nicht nur konnte ich in meinen schon erwähnten Versuchen bei Kälte niemals ein einziges geschlechtsreifes Tier beobachten, ich fand auch im Juli, während des heißesten Wetters, außer zahlreichen mit Eiern oder Follikeln versehenen *Hydra grisea* geschlechtsreife *Hydra fusca*. Weltner (1908) wiederum erwähnt, dass nach seinen „mehrjährigen Erfahrungen die Geschlechtsperiode bei *Hydra monoecia* erst im Herbst eintritt" und es ihm bisher nicht gelungen sei, vor dieser Zeit im Aquarium „durch starke Fütterung oder durch Abkühlung des Wassers auf 4° C. und weniger die *Hydra monoecia* zur Geschlechtsreife zu bringen, wie es Nussbaum und Hertwig geglückt ist".

Aus alledem ergibt sich, dass über die Ursachen, die eine Geschlechtsperiode bei *Hydra fusca* bewirken, noch immer Widerspruch besteht, dass die einen Autoren den Hunger, die anderen die Temperaturerniedrigung als auslösenden Faktor annehmen. Um diesen Widerspruch zu beseitigen, unternahm ich es daher im Oktober 1909 auf Anregung meines Lehrers, des Herrn Geheimrat von Hertwig, sowohl den Einfluss des Hungers als den der Temperatur auf die Entwickelung von Geschlechtsprodukten bei *Hydra fusca* nachzuprüfen.

Außerdem war es von vornherein meine Absicht, eine weitere Streitfrage zu lösen, nämlich die, ob *Hydra fusca* im Gegensatz zu den anderen Süßwasserpolypen gonochoristisch ist. Ich möchte daher, bevor ich auf meine eigenen Untersuchungen eingehe, hier kurz angeben, wie frühere Forscher sich über den Gonochorismus der *Hydra fusca* ausgesprochen haben, und weshalb ich noch immer an dem alten Spezies-Namen festhalte, der schon so oft hat beseitigt werden sollen. Da in den letzten Jahren von Frischholz in der Arbeit „Biologie und Systematik im Genus *Hydra*“, und neuerdings auch von Toppe (1910) und Koelitz (1910) alle früheren Resultate über die Frage nach dem Gonochorismus der *fusca* zusammenfassend beschrieben sind, kann ich mich darauf beschränken, nur die in den letzten Jahren über diese vielumstrittene Frage veröffentlichten Ansichten näher zu besprechen.

Es ist nicht leicht, sich aus den vielen *Hydra*-Arbeiten der letzten Jahre ein klares Bild von der Systematik des Genus zu machen. So hat die eine Art, für die ich den Namen *Hydra fusca* beibehalten möchte, bis heute nicht weniger als 10 Spezies-Bezeichnungen bekommen. Diese Verwirrung ist vor allem auch dadurch entstanden, dass man die Art auf Grund ihrer Geschlechtlichkeit in zwei Spezies trennte. Während Hertwig (1906), Krapfenbauer (1908) und Frischholz (1909) regelmäßig *Hydra fusca* gonochoristisch fanden, trennen Brauer und Downing die *fusca* in eine hermaphrodite und eine gonochoristische Art. Downing nennt die hermaphrodite Form *Hydra fusca*, die gonochoristische *Hydra dioecia*, Brauer gibt neuerdings (1908) der hermaphroditen Form den Namen *Hydra polypus*, der getrenntgeschlechtlichen den Namen *Hydra oligactis*. Es würden demnach nach Brauer und Downing folgende nicht grüne *Hydra*-Arten existieren:

1. *Hydra grisea* = *vulgaris* (Brauer, 1908),
2. *Hydra oligactis* (Brauer, 1908) = *dioecia* (Down.),
3. *Hydra polypus* (Brauer, 1908) = *fusca* (Down.).

Über *Hydra grisea* ist man sich heute völlig im klaren. Sie ist charakterisiert durch die mehr sackförmige Körpergestalt, das Fehlen eines vom Magenteil gesonderten Fußteiles, den Besitz von vier Nesselkapsel-Arten, ferner dadurch, dass an den jungen Knospen

die Tentakeln, die nie viel länger als der Körper sind, nicht einzeln, sondern stets zur gleichen Zeit alle hervorsprossen, dass die Eier hirschgeweihartige Aufsätze auf der Schale haben und endlich, dass sie meist hermaphrodit vorkommt.

Weniger genau wissen wir über die systematische Begrenzung der *fusca* Bescheid. Brauer (1908), der sie in zwei Arten trennt, charakterisiert die beiden von ihm als *polypus* und *oligactis* bezeichneten Spezies folgendermaßen:

1. *Hydra oligactis* Pall.: gestielt, Tentakel sehr lang, Körper 2—3 cm lang, drei Arten von Nesselkapseln, getrenntgeschlechtlich, Hoden außer am stielförmigen Teil am ganzen Körper, Eier meist in Gruppen angeklebt, rund, mit sehr kurzen Stacheln bedeckt. Färbung grau, braun, rötlich.

2. *Hydra polypus* L.: gestielt, Körper höchstens 2 cm lang, meist 1—$1^1/_2$ cm, vier Arten von Nesselkapseln, zwitterig, Hoden nur am distalen Drittel, Eier einzeln angeklebt, unten glatt, oben konvex, mit kurzeln Stacheln bedeckt. Färbung grau, braun.

Außer von Brauer ist also die hermaphrodite *Hydra polypus* nur noch von Downing in Amerika gesehen worden. Nach Brauer soll sie vier, die getrenntgeschlechtliche dagegen nur drei Arten von Nesselkapseln haben. Er bildet die Nesselkapsel-Unterschiede in zwei Textfiguren ab, aber nur ihre Größenunterschiede. Es ist daher um so erfreulicher, dass wir ganz seit kurzem eine exakte Untersuchung der Nesselkapseln von O. Toppe (1910) besitzen. Toppe unterscheidet ebenfalls vier *Hydra*-Spezies, aber wieder in anderem Sinne als Brauer. Er lässt nämlich die *Hydra fusca* ungetrennt und stellt als vierte Art neben *viridis*, *grisea* und *fusca* die *Hydra attenuata* auf, die schon früher von Rösel als der „strohgelbe Polyp“ und von Pallas als *attenuata* beschrieben wurde. Diese Art ähnelt nun, wie man aus seiner Abbildung (Taf. 14, Fig. 41) ersehen kann, ganz auffällig der *grisea*, sowohl in der Haltung der Tentakel, als in ihrer sonstigen Körpergestalt (kein abgesetzter Fuß!). Es ist also wohl möglich, dass diese *Hydra attenuata* eine nahe Verwandte der *grisea* ist. Brauer erwähnt sie in seiner letzten Arbeit auch, meint aber, dass sie wohl nur eine „Farbenvarietät“ der *grisea* sei und lässt sie deshalb fallen. Die Nesselkapsel-Unterschiede sind indes, wie man aus Toppe's Bildern sehen kann, so groß, dass es nur wünschenswert erscheinen kann, dass die von ihm neu aufgestellte Art auch einmal genauer auf ihre geschlechtliche Fortpflanzung hin untersucht würde.

Es fragt sich nun: welcher Art ist wiederum die *fusca* Toppes. Leider hat Toppe die letzte kleine Arbeit Brauer's (1908) noch nicht gekannt. Wie alle von Toppe untersuchten *Hydra*-Spezies hat auch sie vier Arten von Nesselkapseln. Hiernach müsste sie also der Brauer'schen zwitterigen *Hydra polypus* L. entsprechen.

Ich glaube indes nicht, dass es die hermaphrodite Art ist. Vor allem zeigt die Abbildung Toppe's (Taf. 14, Figg. 39 a und b), dass sie fast 10 cm lange Tentakeln hat. Und dann entspricht sie in ihrem Aussehen völlig der von mir untersuchten *fusca*, die getrenntgeschlechtlich ist. Es erscheint mir also noch immer sehr fraglich, ob wir wirklich die *fusca* in zwei Spezies trennen dürfen. Sollte wirklich eine hermaphrodite *fusca* existieren, so wäre es dringend nötig, dass diese noch genauer untersucht und abgebildet würde. Setzen wir aber ihre Existenz voraus, so kämen wir zur Aufstellung folgender fünf Spezies:

1. *Hydra viridis*
2. *Hydra vulgaris* Pall. (Brauer) } = *grisea* früherer
3. *Hydra attennuata* (Rösel, Toppe) } Autoren
4. *Hydra oligactis* Pall. (Brauer) } = *fusca* früherer
5. *Hydra polypus* L. (Brauer) } Autoren.

Da mir das Vorhandensein einer hermaphroditen *fusca* also noch zweifelhaft erscheint, behalte ich für die von mir untersuchte Art den allgemeinen Namen *fusca* bei, betone aber, dass sie im übrigen mit der Brauer'schen *oligactis* identisch ist und an Gestalt völlig der von Toppe abgebildeten *fusca* (Taf. 14, Figg. 39 a und b) gleicht.

Bevor ich nun zu meinen eigenen Untersuchungen übergehe, sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrat Prof. Dr. R. von Hertwig für die Anregung zu dieser Arbeit und sein stetes Interesse meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Prof. Dr. R. Goldschmidt bin ich für manchen freundlichen Rat dankbar.

2. Material und Methode.

Mein Ausgangsmaterial stammte aus drei kleinen Tümpeln bei Unterföhring, einem kleinen Ort nordöstlich von München, und bestand aus *Hydra fusca* (= *oligactis* Brauer) und *Hydra grisea* (= *vulgaris*). Um jedoch Hydren von möglichst verschiedenen Gegenden zu untersuchen, holte ich mir später wiederholt noch Material aus Possenhofen am Starnbergersee, aus dem Schlosspark Nymphenburg und aus einem Weiher bei Pasing, welcher schon früher Herrn Dr. Frischholz mit Hydren versehen hatte. Nur in seltenen Fällen wurden Tiere aus dem Aquarium des Instituts verwendet. (Nur einige geschlechtsreif gefundene *grisea*.)

Es könnte mir hier der Vorwurf gemacht werden, dass ich als Ausgangsmaterial ausschließlich aus dem Freien genommene, bereits ausgewachsene Hydren benutzte und nicht Eier; es hat sich gezeigt, dass bei Daphniden der Fortpflanzungszyklus nur dadurch richtig erkannt werden konnte, dass man die Fortpflanzungsverhältnisse vom Winterei an studierte und nicht an beliebig eingefangenen

bereits erwachsenen Tieren Man könnte also meinen, dass es event. auch bei *Hydra* von Wichtigkeit wäre, dass man ab ovo kultivierte. Ich habe deshalb auch Versuche angestellt, Hydren vom Ei aus zu kultivieren, aber leider mit negativem Erfolg. Von *Hydra fusca,* die ich wiederholt derart zur Geschlechtsproduktion bringen konnte, dass zur gleichen Zeit Tiere mit Eiern und andere Tiere mit Hoden in meinen Gläsern waren, bekam ich 56 befruchtete Eier. Immer wenn die Weibchen Eier entwickelt hatten, brachte ich sie auf kurze Zeit mit einigen geschlechtsreifen Männchen, in deren Hoden schon bei schwacher Vergrößerung die lebhafte Spermatozoenbewegung zu sehen war, zusammen in ein kleines Schälchen, damit die ausschlüpfenden Spermatozoen die Eier befruchten sollten. Es blieb so auch nur selten ein Ei unbefruchtet, ein Weibchen trug sogar einmal acht befruchtete, beschalte Eier. Es waren die Eier, wie dies Brauer ganz richtig angibt, über den ganzen Tierkörper verteilt, sie wurden von dem Muttertier am Boden angeklebt und trugen sehr wenige kurze Stacheln, bisweilen war die Eischale auch ganz glatt. Es wäre nun interessant gewesen, einmal die Eientwickelung weiter zu verfolgen und vor allem auch Vergleiche anzustellen über die Dauer der Embryoentwickelung bis zum Ausschlüpfen der jungen Hydren. Ich hatte mich auch bemüht, die Eier zum Ausschlüpfen zu bringen, aber leider ist es mir nie gelungen, obwohl ich sie unter die verschiedensten Lebensverhältnisse brachte (Versuche mit Kälte, Wärme, öfterem Wechsel der Temperaturen, Einfrieren in Eis etc.). Fast regelmäßig gingen mir nämlich die Eier dadurch verloren, dass sie verpilzten. Gegen die Verpilzung war ich aber wehrlos. Am stärksten war sie in den Kulturen, die ich künstlich durchlüftete. Ich wollte nämlich die geschlechtsreifen Weibchen, die ja regelmäßig nach der Eiablage absterben, durch künstliche Sauerstoffzufuhr über die Geschlechtsperiode hinweg zu einer zweiten Geschlechtsperiode bringen. Bei *fusca* ist mir das nicht gelungen, da die geschlechtsreifen Weibchen infolge der starken Fütterung stets mehrere Eier hervorgebracht hatten und deshalb starben (über die Erfolge bei *grisea* s. S. 565) und da in der Durchlüftung regelmäßig eine starke Verpilzung eintrat, die alles Leben vernichtete. Mit dem kultivieren von *grisea*-Eiern hatte ich dagegen mehr Glück, indem ich von den etwa 25 befruchteten Eiern doch wenigstens drei zum Ausschlüpfen bringen konnte. Leider aber blieben die Tiere nur kurze Zeit am Leben und konnten mir nicht als Ausgangstiere für größere Massenkulturen dienen, da nur ein einziges der drei Tiere eine Knospe (5 Tage nach dem Ausschlüpfen) trieb, dann aber bald starb.

Ich habe mich also wohl bemüht, *Hydra fusca* vom Ei aus zu kultivieren. Indes glaube ich diesen negativen Erfolgen wenig Bedeutung beilegen zu dürfen, da *Hydra fusca* getrenntgeschlechtlich

ist und ein eigentlicher Fortpflanzungszyklus wohl sicher nicht existiert. Unbedingt notwendig erscheint mir dagegen die Untersuchung des Fortpflanzungszyklus der *grisea* zu sein. Es wäre zu wünschen, dass *grisea* noch viel eingehender und vor allem auch vom Ei aus untersucht würde, da bei dieser Spezies die Fortpflanzungsverhältnisse wohl viel komplizierter liegen, wie ich später noch ausführen werde.

Im übrigen hielt ich mich an die Frischholz'schen Untersuchungsmethoden, machte aber die Erfahrung, dass das sehr harte Leitungswasser sich zum Ansetzen neuer Kulturen meist nicht eignete. Ich benutzte deshalb entweder Wasser aus den Tümpeln, von denen das Material stammte oder abgestandenes Leitungswasser. Aber auch hier kommt es öfter vor, dass beim Umsetzen von Tieren, vor allem beim Teilen einer Massenkultur die eine Zweigkultur erhalten bleibt, die andere dagegen zugrunde geht. Da es nun oft von größter Wichtigkeit ist, dass beide Parallelkulturen erhalten bleiben, verfuhr ich meist in der Art, dass ich (beispielsweise Tab. IV, Kultur Nr. 17a und 17b) zunächst nur drei Tiere in das Glas einsetzte und erst am folgenden Tage, wenn ich sehen konnte, ob diese drei Tiere ganz normal waren, die größere Anzahl Tiere dazu tat. Bei Beachtung dieses Verfahrens passierte es mir nie, dass eine Massenkultur verloren ging.

Seit Beginn der Untersuchungen bis zu deren Abschluss wurden über 200 Kulturen geführt. Bisweilen enthielt eine Kultur über 400 Tiere, die stets durch Knospung von einem einzigen Ausgangstier gewonnen waren (Kulturen in reinen Linien). Da bei der Frage nach dem Geschlecht der Kultur es von besonderer Wichtigkeit war, dass die Gläser gut markiert wurden, benutzte ich neben äußerer Markierung durch Papierschildchen verschieden gefärbte Glasperlen, die eine Verwechslung der Kulturen unmöglich machten. Alle Kulturen wurden täglich oder alle 2—3 Tage untersucht, nur dreimal die Untersuchung wegen Reisen auf 3 Tage unterbrochen.

3. Verlauf der Kulturen.

Über den Einfluss der Temperatur auf die Entwickelung von Geschlechtsprodukten gehen die Meinungen der vielen Forscher, die bis heute über diese Frage gearbeitet haben, noch sehr auseinander. Wie ich bereits erwähnte, hielten Hertwig und seine Schüler Krapfenbauer und Frischholz daran fest, dass die Temperaturerniedrigung allein die Bildung von Hoden bei *Hydra fusca* bewirke. Und Frischholz stellte sogar ganz sichere Temperaturoptima für die Geschlechtsproduktion der beiden Spezies *fusca* und *grisea* auf (*fusca* bei ca. 10° C., *grisea* bei ca. 20° C. geschlechtsreif). Downing (1905) hatte dagegen nicht mit Sicherheit feststellen können, ob die Temperatur auf die Hodenbildung einen

Einfluss hätte. Von seinen 50 Experimenten ergab nur ein einziges, dass eine Temperaturerniedrigung *fusca* zur Hodenbildung brachte: „In only one case out of the fifty experiments did the sexual organs develop. This was on one animal which had been kept in a refrigerator in darkness at about 12 degress C. for twelve hours." Er glaubt zwar auch, dass die Temperatur von Einfluss ist, aber vor allem, dass die Entstehung von Geschlechtsprodukten an bestimmte Jahreszeiten (Frühjahr) geknüpft sei: „and it was thought possible that spring and fall rains might act as the immediate cause," und zwar sollen alle vier Spezies (*grisea*, *viridis*, *fusca* und *dioecia* zur selben Jahreszeit geschlechtsreif werden. Etwas sicherer drückt sich Annandale aus, der *Hydra orientalis* untersuchte und fand, dass bei steigender Temperatur dieser Polyp Hoden oder Eier entwickelt *Hydra orientalis* sei eine Verwandte der *grisea* und soll einen recht eigenartigen Lebenszyklus haben: „The four-tentacled summer-phase gives rise asexually to the six-tentacled winter-phase, which is potentially sexual. The latter phase, however, gives rise to the former again asexually as a rule, possibly by sexual reproduction occasionally." Withney fand für *Hydra viridis*, dass sie zur Geschlechtsreife kommt, wenn sie von niederer in höhere Temperatur versetzt wird: „When *Hydra viridis* is subjected for a sufficient length of time to a low temperature which is then followed by a period of higher temperature and starwation it develops testes and eggs." Und wie bereits erwähnt, behauptet Weltner, dass *Hydra monoecia* stets im Herbst geschlechtsreif wird.

Während also die genannten Forscher alle in erster Linie für den Ausbruch einer Geschlechtsperiode bei *Hydra* den Wechsel der Temperaturen verantwortlich machen, trat ihnen im Jahre 1909 M. Nussbaum entgegen mit der schon früher wiederholt aufgestellten Behauptung, dass allein der Hunger, die plötzliche Unterbrechung einer Fütterung, die Tiere zur Ei- und Hodenbildung veranlasse. Er stützt seine Behauptungen auf Versuche, die er in den Jahren 1891—1897 an *Hydra grisea* und zum kleinen Teile auch an *Hydra fusca* machte. Ich will, bevor ich diese Arbeit näher bespreche, meine eigenen Versuche anführen und zwar sowohl meine Versuche mit verschiedenen Temperaturen wie die mit verschiedener Ernährung.

a) Einfluss der Temperatur auf die Entwickelung von Geschlechtsprodukten.

In voller Übereinstimmung mit den Frischholz'schen Untersuchungen ging aus meinen Kulturen das Resultat hervor, dass bei *fusca* allein die Erniedrigung der Temperatur, also das Umsetzen einer Kultur von Wärme (Zimmertemperatur [Zi-T.] durchschnittlich 14—16°), in Kälte (durchschnittlich 8—10°, Ursache der

Abbildungen zu dem Artikel Witschi
in Nr. 16 und 17 des „Biologischen Centralblattes".

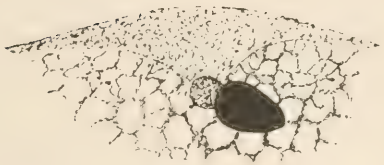


Fig. A.

Fig. B.

Entwickelung von Ovarien oder Hoden war. So erhielt ich während der $^5/_4$ Jahre, die ich meine Kulturen führte, in der Zimmertemperatur nicht ein einziges geschlechtsreifes Tier der Spezies *fusca*. *Grisea* dagegen wurde öfters in Zimmertemperatur geschlechtsreif, zumal wenn die Temperatur höher als im Durchschnitt war.

Betrachten wir hierzu meine Tabellen I—VIII, in denen ich den Verlauf meiner wichtigsten *fusca*-Kulturen zusammengefasst habe:

Tabelle I: eine *fusca* (aus Nymphenburg) wurde seit dem 26. August 1910 in Zimmertemperatur gefüttert und vermehrte sich durch Knospung bis zum 24. September auf mehrere hundert Tiere, von denen zu drei Nebenkulturen einmal 60 und zweimal 55 Tiere abgezweigt wurden. Während die Stammkultur in Zimmertemperatur stets steril blieb, enthielten die drei in Kälte abgezweigten Kulturen am 27. Oktober fast nur noch geschlechtsreife Tiere[1]).

Tab. I: *Hydra fusca*.
Stammkultur Nr. 5 a mit Nebenkulturen.

Datum	Kultur: **Nr. 5 a**	Kultur: **Nr. 5 a 1**	Kultur: **Nr 5 a 2**	Kultur: **Nr. 5 a 3**
26. Aug. 1910	eine *fusca* in **Zi-T.** gefüttert			
6. Sept. 1910	51 Tiere			
24.—28. Sept.	mehrere hundert Tiere, davon wurden abgezweigt: 60 Tiere als Nr. 5 a 1 / 55 „ „ Nr. 5 a 2 / 55 „ „ Nr. 5 a 3	60 *fusca* in **Kälte ohne Futter** gestellt	55 *fusca* in **Kälte mit Futter** gestellt	55 *fusca* in **Kälte mit Futter** gestellt
12. Okt.			deutliche Hodenanlagen	
17. „				Hodenanlagen
27. „		48 Tiere, davon 26 ♂		35 ♂
31. „	↓		alle Tiere ♂	
Ende Januar 1911	Die Kultur blieb stets in Zi-T. und stets steril, obwohl sie zeitweise (3.—29. Okt.) hungerte			

1) Ich möchte schon hier ausdrücklich hervorheben, dass alle Kulturen, die ich fütterte, auch regelmäßig Nahrung aufgenommen haben, sowohl die Kältetiere wie auch die Zimmerkulturen. Das geht ganz unzweifelhaft aus meinen Tage-

Dasselbe ergibt Tabelle II: Von der Stammkultur M II p (Föhring) wurden viele Nebenkulturen abgezweigt. Ich habe zunächst eine Kultur genannt M II p 2, zu der allerdings eine Parallelkultur fehlt, die uns aber auch den Einfluss der Temperatur auf die Entwickelung von Geschlechtsprodukten zeigt: Es wurde ein Tier gefüttert. Nachdem es sich (sehr langsam!) auf 29 Tiere vegetativ vermehrt hatte, wurde die Kultur in die Kälte gestellt und nach 2—3 Wochen war ein kleiner Prozentsatz der nicht sehr kräftigen Tiere geschlechtsreif. Von der Stammkultur M II p wurde aber noch eine zweite Abzweigung gemacht. Diese Kultur hieß M II p 1 β: das am 9. Dezember 1809 abgezweigte Tier wurde gefüttert, so dass am 8. März 1910 139 Tiere in der Kultur waren. Ich teilte diese Kultur und stellte einen Teil (100 Tiere) in Kälte, den anderen ließ ich in Zimmertemperatur. Beide Kulturen wurden gleichmäßig weiter gefüttert, und während die Zimmerkultur stets steril blieb, entwickelten 12 Tiere der nicht sehr kräftigen Kältekultur Eier.

Tab. II: *Hydra fusca*.

Von der Kultur M II p (*fusca* aus Föhring), die ständig in Zi-T. stand und deshalb auch stets steril blieb, wurden viele Abzweigungen gemacht, von denen ich hier folgende angebe:

Datum	Kultur: **M II p 2**	Kultur: **M II p 1 β**	
3. Dez. 1909	eine *fusca* in **Zi-T.** gefüttert		
9. „ „		eine *fusca* von M II p in **Zi-T.** gefüttert	
19. Febr. 1910	29 Tiere in **Kälte gestellt, gefüttert**		
7. März „	38 Tiere, darunter 8 ♀		
	↓	139 Tiere. Kultur geteilt	
8. „ „		100 Tiere in **Kälte gefüttert**	39 Tiere in **Zi-T. gefüttert**
13. April „	Kultur verpilzt †	12 Tiere mit Eiern	↓
18. „ „		Depression †	blieben stets steril

Ebenso Tabelle III: Ein Tier in Zimmertemperatur gefüttert trieb viele Knospen. Binnen 5 Wochen enthielt die Kultur über

buchnotizen hervor. Ich fütterte etwa alle 1—2 Tage und zwar meist sehr stark, so dass die Tiere dick-sackförmig aussahen und oft 5—6 Daphnien in ihrem Magen trugen. Etwa 1 Stunde nach der Fütterung waren meist schon sämtliche Daphniden von den Hydren verschlungen und kaum noch eine einzige freischwimmende *Daphnia* zu sehen.

200 Tiere. Es wurden von der Kultur, die in Zimmertemperatur stets steril blieb und Ende November 480 Tiere enthielt, am 28. September zwei Abzweigungen gemacht, Nr. 24a und 24b. Beide Zweigkulturen enthielten nach 14tägigem Verweilen in Kälte fast nur Geschlechtstiere.

Tab. III: *Hydra fusca.*

Datum	Kultur: Nr. 24	Kultur: Nr. 24a	Kultur: Nr. 24b
22. Aug. 1910	eine *fusca* in Zi-T. gefüttert		
26. Sept. „	über 200 Tiere		
28. „ „	50 Tiere als Nr. 24a, 50 Tiere als Nr. 24b isol.	50 Tiere isoliert	50 Tiere isoliert
29. „ „		in Kälte gefüttert	in Kälte ohne Futter
10. Okt. „			Hodenanlagen zu sehen
12. „ „		Hodenanlagen zu sehen	
17. „ „		Hoden an allen Tieren	Hoden an allen Tieren
27. „ „		42 Tiere, darunter 36 ♂	50 Tiere, darunter 46 ♂
11. Nov. „	↓	in Zi-T. gestellt	in Zi-T. gestellt
25. „ „	480 Tiere gezählt		
5. Dez. 1910	↓	†	
9. „ „	↓		†
5. Jan. 1911	sehr gut ausgestr. stets steril		

Ich will es dem Leser ersparen, alle weiteren Tabellen in gleicher Weise an der Hand meiner Beschreibung zu verfolgen. Ein Blick auf eine jede von ihnen genügt, um aus ihnen allen das Resultat herauszulesen, dass die Temperaturerniedrigung stets Entwickelung von Geschlechtsprodukten, Eiern oder Hoden, zur Folge hatte.

b) Einfluss des Hungers auf die Entwickelung von Geschlechtsprodukten.

Der Einfluss des Hungers auf die Entwickelung von Geschlechtsprodukten war stets negativ. In auch nicht einem einzigen Falle gelang es, allein durch Hunger *Hydra fusca* zur Geschlechtsreife zu bringen. Wie bereits gesagt, habe ich in den $^5/_4$ Jahren, während welcher ich *Hydra fusca* kultivierte, in Zimmertemperatur nie eine

geschlechtsreife *fusca* zu sehen bekommen. Und es ist schon an sich selbstverständlich, dass während dieser langen Zeit nicht regelmäßig sämtliche Zimmerkulturen gefüttert werden konnten, sondern dass viele Kulturen oft Wochen, ja Monate lang hungern mussten, zumal wenn das Futtermaterial ausging oder nur zur Fütterung wichtiger Versuchskulturen verwendet werden konnte. Leider hat Frischholz bei seinen Untersuchungen nicht genügend auf die Fütterung geachtet. Daher sagt Nussbaum (1909, S. 545): „Will man annehmen, dass bei *Hydra fusca* in der Tat ein Optimum für das Erscheinen von Geschlechtsprodukten bei niederer Temperatur besteht, so ist doch bei Frischholz, wie das oben schon gezeigt wurde, bei dieser Spezies wie bei *Hydra grisea* jeder Geschlechtsbildung Herabsetzung der Ernährung voraufgegangen." Da sich aber aus meinen Untersuchungen ergab, dass die Fütterung für das Auftreten von Geschlechtsprodukten ein ganz nebensächlicher Faktor ist, will ich meine Kulturen, die den negativen Einfluss des Hungers zeigen, näher beschreiben.

Ich verweise zunächst wieder auf meine Tabelle I. Die Zimmerkultur Nr. 5a wurde anfangs regelmäßig gefüttert. Am 3. Oktober wurde aber die Fütterung ausgesetzt und zwar bis 29. Oktober, d. h. fast 4 Wochen. Nie war ein Geschlechtstier zu sehen. Ebenfalls nach einer längeren Hungerperiode vom 22. Dezember bis 7. Januar war nicht ein einziges geschlechtsreifes Tier in der Kultur. Es wurden dann drei Abzweigungen in Kälte gemacht. Absichtlich wurden zwei von ihnen gefüttert und nur eine nicht. Dass die Kältekulturen auch gefressen hatten, unterliegt keinem Zweifel, da ich alle 1—2 Tage neues Futter einsetzte, wie ich aus meinen Notizen ersehen kann. Alle drei Kulturen, sowohl die zwei gefütterten, als auch die eine, welche hungerte, entwickelten aber fast an demselben Tage Geschlechtsprodukte. Es war also die Geschlechtsperiode nur infolge der Temperaturerniedrigung eingetreten.

Dasselbe ergibt Tabelle II: Kultur M IIp 2 aus Zimmertemperatur in Kälte gestellt und nicht gefüttert, wurde geschlechtsreif. Kultur M IIp 1β geteilt, blieb in Zimmertemperatur steril, entwickelte aber in Kälte Eier. Es war aber die Kältekultur ebenso wie die Zimmerkultur weiter gefüttert worden.

Ebenso Tabelle III. Von den zwei Abzweigungen wurde die eine mit Futter, die andere ohne Futter in Kälte gestellt. Beide Zweigkulturen enthielten nach knapp 14 Tagen fast nur geschlechtsreife Tiere.

Ich füge diesen drei Tabellen noch drei weitere an.

Tabelle IV: Von der Kultur Nr. 17 wurden zwei Abzweigungen gemacht, Nr. 17a und Nr. 17b. Die eine kam mit, die andere ohne Futter in Kälte. Dass die Futterkultur auch wirklich gefressen hatte, beweist die Zahl der Tiere, die am 29. Oktober 63

betrug, während ursprünglich nur 28 Tiere in der Kultur waren. Beide Kältekulturen waren nach kaum 4 Wochen geschlechtsreif.

Tab. IV: *Hydra fusca.*

Datum	Stammkultur Nr. 17	Nr. 17 a	Nr. 17 b
22. Aug. 1910	eine *fusca* in **Zi-T.** gefüttert		
9. Sept. „	3 Tiere als Nr. 17 a isol.	3 Tiere in **Zi-T.** gefüttert	
14. „ „	25 Tiere zu Nr. 17 a 3 Tiere als Nr. 17 b isol.	25 Tiere aus Nr. 17 dazu	3 Tiere in **Zi-T.** gefüttert
24. „ „			38 Tiere
27. „ „		**in Kälte gestellt gefüttert**	**in Kälte ohne Futter**
21. Okt. „		Hodenanlagen	Hodenanlagen
29. „ „	Kultur in Zi-T. weiter gefüttert, blieb stets steril	63 Tiere, alle ♂	

Am besten aber zeigen die beiden folgenden Tabellen V und VI, dass ausschließlich das Umsetzen einer Kultur von Wärme in Kälte Geschlechtsproduktion bewirkt und dass dagegen das Versetzen einer Kultur von Futter- im Hungerzustand nie Ursache einer Geschlechtsproduktion ist.

Tab. V: *Hydra fusca.*

Datum	Kultur: Nr. 28	Kultur: Nr. 28 a	Kultur: Nr. 28 b
24. Aug. 1910	eine *fusca* in **Zi-T.** gefüttert		
13. Okt. „	Kultur geteilt: 50 Tiere = Nr. 28 a 50 Tiere = Nr. 28 b	50 Tiere in **Zi-T. gefüttert**	50 Tiere in **Zi-T. ohne Futter**
23. Nov. „		blieben stets steril	blieben stets steril
28. „ „		in **Kälte weiter gefüttert**	Hungertod †
5. Dez. „		Hodenanlagen ganz deutlich	

Tabelle V: Nachdem von einem Tier eine Massenkultur herangezogen war, wurde diese am 13. Oktober in die beiden Kulturen Nr. 28 a und Nr. 28 b geteilt. Die eine Kultur (Nr. 28 b) blieb in Zimmertemperatur und wurde in Hungerzustand versetzt. Nach

6 Wochen anhaltendem Hunger war noch nicht ein einziges Geschlechtstier aufgetreten, die Tiere waren stets kräftig, starben aber infolge des anhaltenden Hungerns. Zur gleichen Zeit, als diese Zimmer-Hungerkultur angesetzt wurde, stellte ich eine andere (Nr. 28a) mit 50 Tieren in Kälte und fütterte sie fast täglich. Schon nach einer Woche entwickelten die Tiere in Kälte Hoden.

Tab. VI: *Hydra fusca.*

Datum	Kultur: Nr. 23	Kultur: Nr. 23a	Kultur: Nr. 23b
22. Aug. 1910	eine *fusca* in Zi-T. gefüttert		
24. Sept. „	Kultur geteilt: 80 Tiere = Nr. 23a 75 Tiere = Nr. 23b	80 Tiere in Zi-T. isoliert	75 Tiere in Zi-T. gefüttert
26. „ „		Kultur †	↓
27. „ „		3 Tiere aus Nr. 23b eingesetzt, gefüttert	↓
1. Okt. „		18 Tiere aus Nr. 23b dazu	↓
9. Nov. „		in Kälte gestellt, gefüttert	↓
11. Okt.–9. Nov. 1910			4 Wochen gehungert
28. Nov. 1910		Hoden deutlich	↓
5. Dez. „		an allen Tieren Tierzahl 65	bis heute stets steril

Betrachten wir schließlich die Tabelle VI: Nach der Teilung der Massenkultur wurde die eine Zweigkultur Nr. 23b in Zimmertemperatur zunächst noch einige Tage gefüttert, dann aber auf 4 Wochen in Hungerzustand versetzt. Sie blieb stets steril. Die Parallelkultur Nr. 23a, die 80 Tiere enthielt, ging durch unerklärliche Ursache zugrunde. Sie war genau in derselben Weise angelegt worden wie Nr. 23b. Am 9. November war sie wieder erneuert, indem aus der Kultur Nr. 23b allmählich Hydren eingesetzt waren, und bestand aus etwa 25 Tieren. Sie wurde in Kälte gestellt und gefüttert und enthielt am 5. Dezember ausschließlich geschlechtsreife Tiere.

Somit wurden von mir alle vier Fütterungsmöglichkeiten, nämlich:

Zimmer — Futter
Zimmer — Hunger
Kälte — Futter
Kälte — Hunger

ausprobiert und es ergab sich, dass in Zimmertemperatur *fusca*

weder als Futter- noch als Hungerkultur geschlechtsreif wird, dass dagegen in Kälte sowohl in Futter- wie Hungerkulturen Geschlechtsproduktion auftritt. Mit anderen Worten: die Geschlechtsproduktion tritt bei *Hydra fusca* unabhängig vom Maß der Fütterung allein nach dem Umsetzen der Tiere von wärmere in kältere Temperatur auf.

Meine Resultate stehen in direktem Widerspruch zu denen M. Nussbaum's. Aber die Erklärung dieses Widerspruchs ist nicht schwer, denn einmal arbeitete Nussbaum fast ausschließlich an *grisea* und sehr wenig an *fusca*, und dann hat er viel zu wenig auf die Temperaturen geachtet. Dass *grisea* in Zimmertemperatur bei 15° und mehr geschlechtsreif wird, hatte bereits Frischholz beschrieben. Nussbaum's Kulturen standen, wie er selbst angibt, in dem „regelmäßig" auf 15° temperierten Arbeitszimmer. Es ist nun schon an sich selbstverständlich, dass diese Zimmertemperatur nicht konstant blieb, zumal nicht während des Sommers, in dem jede Zimmertemperatur schwankt. Aber man kann diese Temperaturschwankungen, die Nussbaum so völlig vernachlässigt hat und die doch gerade für den Ausbruch einer Geschlechtsperiode außerordentlich wichtig sind, am besten aus dem Vergleich der Geschlechtsperioden von *Hydra fusca* und *grisea* herauslesen. Es ergibt sich nämlich die interessante Tatsache, dass *fusca* regelmäßig geschlechtsreif wurde, wenn *grisea* steril blieb und umgekehrt. Ich habe mich bemüht, aus den unübersichtlichen Kulturberichten Nussbaum's einen Vergleich zwischen den Geschlechtsperioden von *grisea* und *fusca* herauszulesen und fand, dass, während *Hydra fusca* vom 6. Dezember 1895 bis 3. Januar 1896 geschlechtsreif war (Aquar. L. u. M.), *Hydra grisea* in folgenden Zeiten steril blieb:

17. Okt. 1895 bis 7. Jan. 1896 (in Aquar. K.)
Dez. 1895 „ 13. Jan. 1896 (in Aquar. J.)
21. Nov. 1895 „ Jan. 1896 (in Aquar. N.)
16. Nov. 1895 „ 10. Jan. 1896 (in Aquar. H.)

Mit anderen Worten: Wahrscheinlich ist die Zimmertemperatur im Dezember 1895 bis Anfang Januar 1896 bedeutend kühler gewesen als 15° C., so dass *grisea* steril blieb und *fusca* geschlechtsreif werden konnte. Es ist jedenfalls auffallend, dass die *grisea*-Kulturen immer nur vor und nach dieser angegebenen Zeit geschlechtsreif waren, aber stets während derselben steril blieben. Nussbaum hat auch diese Temperaturschwankungen, auf die ich also nur rückwärts aus dem verschiedenzeitlichen Auftreten der Geschlechtsperioden von *grisea* und *fusca* schließen kann, nicht geachtet.

Ferner möchte ich eine Erklärung für den einen von ihm angegebenen Fall geben, in dem er fand, dass *grisea* auch in Kälte geschlechtsreif würde. Es heisst bei ihm auf S. 554: „Das Aquarium

stand von Ende Oktober 1891 bis zum 15. Februar 1892 in einem frostfreien, aber nicht geheizten Zimmer an einem Fenster der Südfront des Instituts, neben meinem Arbeitszimmer, und wurde am 15. Februar 1892 wieder neben dem Aquarium I in meinem gleichmäßig auf 15° C. erwärmten Arbeitszimmer aufgestellt. Die Zahl der Tiere hatte sich bis auf drei Stück verringert. Es waren (?) aber in dem frostfreien, nicht geheizten Zimmer einmal wieder Geschlechtsbildung am 3. November 1891 aufgetreten. Es werden also bei *Hydra grisea* auch in der Kälte Geschlechtsprodukte erzeugt." Der letzte Schluss ist wohl kaum mit Recht aus dem Verlauf der Kultur zu ziehen, denn während der 4 Monate, die das Aquarium in der Kälte stand, trat nie Geschlechtsproduktion auf, außer in dem einen Fall am 3. November, also unmittelbar nach dem Versetzen der Kultur aus dem warmen Zimmer in die Kälte. Es ist also mehr als wahrscheinlich, dass die Hodenbildung bereits in der Wärme begonnen hatte.

Endlich darf ich nicht unerwähnt lassen, dass die ganze Art der Kulturführung Nussbaum's auch deshalb keine sicheren Schlüsse gestattet, weil nie direkte Kontrollkulturen geführt wurden, sondern stets nur der Verlauf der einzelnen Kulturen, oft mit monatelanger Unterbrechung, verfolgt wurde. Nie hat er in der Weise kultiviert, dass er etwa eine Kultur fütterte und eine Parallelkultur hungern ließ, um so das Resultat aus den Kulturen abzulesen, sondern meist beobachtete er ein und dasselbe Aquarium und stellte beim Auftreten einer Geschlechtsperiode fest, dass eine Unterbrechung der Fütterung vorausgegangen war.

Und selbst in der Beziehung wurde von Nussbaum nicht exakt kultiviert, dass er *grisea* und *fusca* in den Aquarien getrennt hielt, nein, wie im „Aquarium L." zu lesen steht, wurden am 21. November 1895 zwei *fusca* nach Aquarium M. und am 30. November eine *fusca* mit Knospe nach Aquarium N. und eine andere nach Aquarium J. verbracht. Von diesen Aquarien enthielten aber J. und N. zur gleichen Zeit *Hydra grisea*. Es wurden also die *fusca* mit den *grisea* zusammengebracht, aber trotzdem in den Kapiteln „Aquarium J." und „Aquarium N." gar nicht weiter über sie besonders berichtet.

Ich denke, dass diese Bemerkungen genügen, die Nussbaum'sche Behauptung, dass der Hunger die Geschlechtsproduktion herbeiführe, zu entkräften. Es bleibt mir nur noch eine Erklärung für dieselbe Behauptung, die E. Schultz 1906 aufstellte: „In allen von mir untersuchten Fällen erhielt ich durch Hunger Hodenbildung u. s. w." Wie mir indes Herr Prof. Schultz selbst sagte, hat er wenig den Einfluss des Hungers auf die Geschlechtsproduktion beachtet, da er ausschließlich den Verlauf der Reduktion („rückläufige Entwickelung") bei Hungertieren verfolgte.

Wir können also mit Bestimmtheit annehmen, dass allein die Temperaturerniedrigung für den Eintritt einer Geschlechtsperiode bei *Hydra fusca* maßgebend ist. Alle Tiere, mit oder ohne Futter, in Kälte gestellt, wurden geschlechtsreif. Die Fütterung ist demnach für den Eintritt der Geschlechtsperiode nebensächlich. Von ihr ist nur die Intensität der Hoden- und Eibildung abhängig, und zwar gilt der bereits von Frischholz aufgestellte Satz: „die Stärke der Fütterung bestimmt die Stärke der Hodenbildung und zwar sowohl bezüglich der Zahl der Geschlechtstiere in einer Kultur, wie auch der Stärke der Hodenbildung am einzelnen Tier.“ Nussbaum nutzt diese Zeilen für sich aus, indem er sagt: „Frischholz leugnet zwar den Einfluss auf den Eintritt der Geschlechtsperiode; nur der Temperaturwechsel sollte einwirken. Das scheint jedoch unmöglich zu sein. Denn wenn die Ernährung zwar nicht den Eintritt der Geschlechtsbildung, aber die Zahl der in ihr auftretenden Geschlechtstiere bestimmt, so hat sie doch von 1 an alle folgenden Zahlen beeinflussen können; sie ist also ein maßgebender Faktor.“

Ich möchte hierzu einige Bemerkungen machen. Da ich sehr oft gleichzeitig Hungerkulturen und Futterkulturen in Kälte hielt, wo sie regelmäßig geschlechtsreif wurden, konnte ich auch oft die geschlechtsreifen Tiere der Futterkultur mit den geschlechtsreifen Tieren der Hungerkultur vergleichen. Stets fand ich dasselbe Resultat: die Tiere der Futterkultur hatten bei weitem mehr Geschlechtsprodukte entwickelt, ja sie zeigten oft eine vom Tentakelkranz bis zu dem Beginn des Fußteils reichende ununterbrochene Hodenmasse[2]).

Die Hungerkulturen hatten dagegen stets nur vereinzelt stehende Hodenbläschen, das Ektoderm war bei weitem nicht in toto zu Hoden umgebildet wie bei den Futtertieren. Ebenso stand es mit

2) Hier kam es auch vor, dass die Hodenentwickelung so stark war, dass bei gleichzeitiger Knospung die Hodenbläschen auf die Knospe übergriffen. Nie aber entstanden, wie Downing sagt, die Hoden bei Tieren mit Knospen anstatt auf dem Eltertier allein auf der Knospe. Diese Behauptung ist völlig aus der Luft gegriffen, denn stets werden nur die Eltertiere geschlechtsreif, während die Knospen ihre Sterilität bewahren. Nur bei Polypen, bei denen das Ektoderm eine kontinuierliche dicke Hodenmasse bildet, kann mit dem Wachstum der Knospe bisweilen ein Hoden auf diese übergreifen, indem die Knospe das Ektoderm des Elters auf sich „hinüberzieht“. Nur in einem einzigen Falle habe ich beobachten können, dass das Hodenbläschen auf die Knospe weit nach vorn gerückt war und auf ihr auch nach ihrer Abschnürung vom Elter noch blieb. Es unterliegt nach meinen wiederholten Beobachtungen also keinem Zweifel, dass bei knospenden Tieren stets nur das Eltertier geschlechtsreif wird und nie die an ihm sitzende Knospe. Wenn sich, wie Downing sagt, Hoden auf der Knospe selbst entwickeln, so läge kein Grund vor, nicht auch anzunehmen, dass ebenso Knospen weiblicher Tiere auch Eier entwickelten, so lange sie noch am Eltertier säßen. Eine solche Beobachtung ist aber bis heute noch nie gemacht worden.

den weiblichen Kulturen: stark gefütterte Tiere produzierten nicht selten auf einmal zehn Eier. Es unterliegt also keinem Zweifel, dass das Maß der Fütterung auf die Intensität der Geschlechtsproduktion von Einfluss ist. Und zwar gilt ganz allgemein, dass die bestgenährten, d. h. kräftigsten Tiere auch am meisten Hoden oder Eier hervorbringen, dass dagegen schwächliche Tiere, die lange hungerten, nur ganz vereinzelte Hoden oder Eier produzieren. Die Intensität der Geschlechtsproduktion hängt also von dem Kräftigkeitszustand der Tiere ab und insofern auch vom Maß der Fütterung.

c) Gonochorismus.

Wie ich bereits in der Einleitung (S. 547) darauf hinwies, war es von vornherein meine Absicht, die Streitfrage zu lösen, ob *Hydra fusca* gonochoristisch oder hermaphrodit sei. Von Hertwig, Krapfenbauer und Frischholz war sie getrenntgeschlechtlich gefunden worden, aber immer hatten die Tiere nur Hoden in der Kälte entwickelt, und es bestand die Möglichkeit, dass die einseitige Hodenbildung vielleicht Ursache einer bestimmten Kultivierungsmethode sei und dass die Eier event. unter anderen Bedingungen hätten auftreten können. Jedenfalls blieb die Entscheidung darüber offen, ob durch den Einfluss der Kälte ebenso Eier entstehen könnten und ob das Auftreten von Hodentieren in den Kulturen von Hertwig, Krapfenbauer und Frischholz allein die Folge davon war, dass die Ausgangstiere stets männlichen Charakter trugen.

Schicke ich meinen Kulturbeschreibungen wieder das Gesamtergebnis voraus, so war dies folgendes: In allen von mir geführten *fusca*-Kulturen bekam ich weder ein hermaphrodites Tier zu sehen, noch konnte ich in ein und derselben Kultur einen Umschlag von Männlichkeit zu Weiblichkeit oder umgekehrt von Weiblichkeit zu Männlichkeit beobachten. Alle von mir untersuchten *fusca* waren streng diözisch.

Im einzelnen zeigen das wiederum meine Tabellen: Tabelle I: Alle drei Abzweigungen von der Hauptkultur waren rein männlich.

Tabelle II: Alle Kältekulturen waren stets weiblich. Ich will, da ich in der langen Zeit meiner Kulturführung nur wenig weibliche Kulturen bekam, die Tabelle II, die, wie schon früher gesagt, zwei Kulturen der von einem einzigen Tier stammenden Hauptkultur M II p beschreibt, hier noch in Tabelle VII etwas erweitert wiedergeben. Wie die Tabelle VII zeigt, enthielten also alle Zweigkulturen, die in Kälte gestellt wurden, stets nur weibliche Tiere. Als Kontrollkultur für alle fünf Kältekulturen kann die Kultur M II p 1 β betrachtet werden, die in Zimmertemperatur stets steril blieb.

Endlich Tabellen III und IV: Stets enthielten die Kältekulturen nur männliche Tiere.

Tab. VII: *Hydra fusca* (vgl. Tab. II).

Datum	M II p 2	M II p 2 α	M II p 1 β	F_1	Cc	C_1
9. Dez. 1909	seit 3 Dez. eine *fusca* in **Zi-T.** gefütt.	Knospe von M II p 2 in **Zi-T.** gefütt.	eine *fusca* in **Zi-T.** gefüttert			
14. „ „		in **Kälte** gestellt, weiter gefüttert				
16. Febr. „	29 Tiere, in **Kälte weiter gefüttert**					„Zweiköpfiges" Tier in Zi-T. gefüttert
7. März 1910	38 Tiere, darunter 8 ♀		↓			↓
8. „ „	↓		139 Tiere, davon 100 als F_1 isoliert, 39 Tiere bleiben hier	100 Tiere von M II p 1 β in **Kälte gefütt.**		
21. „ „	Kultur verpilzt	22 Tiere, teils ♀ (Zahlen fehlen)	↓	↓		
26. „ „				vorübergehende Depression, deshalb vom 26. III.—5. IV. in Zi-T., dann in Kälte		
5. April „				↓		↓
6. „ „				64 Tiere, davon 12 ♀		in **Kälte** gestellt
13. „ „						
14. „ „					15 Tiere von M II p in **Kälte** gestellt	
18. „ „			↓ Kultur blieb in Zi-T., stets steril		unverkennbare Eianlagen	
28. „ „						Eianlage am Tier
9. Mai 1910						Ei am Tier

Auch die Tabelle VIII zeigt, dass in allen Kältekulturen immer nur Männchen auftraten. Alle drei Kulturen sind Nebenkulturen der von einem Ausgangstier herangezüchteten Hauptkultur M P I.

Tab. VIII: *Hydra fusca.*

Datum	M P I α 2	M P I α 3	M P I α 4
15. Jan. 1910	eine *fusca* in **Zi-T.** gefüttert		
24. „ „		eine *fusca* in **Zi-T.** gefüttert	
19. Febr. „		23 Tiere in **Kälte** weiter gefüttert	
23. „ „			eine *fusca* in **Zi-T.** gefüttert
28. „ „	8 Tiere, in **Kälte** gefüttert		
8. März „			9 Tiere in **Kälte** weiter gefüttert
9. „ „		49 Tiere, darunter 15 ♂, gefüttert	
18. „ „			nicht gut ausgestreckt, deshalb in **Zi-T.** gestellt
23. „ „	Beginn der Hodenbildung	71 Tiere, darunter 27 ♂	
1. April „	11 Tiere, davon 3 ♂		51 Tiere in **Kälte** weiter gefüttert
23. „ „			47 Tiere, darunter 22 ♂

Die Tabellen zeigen also, dass bei *Hydra fusca* die durch Knospung von einem einzigen Tier gewonnenen Nachkommen stets dasselbe Geschlecht aufweisen. Krapfenbauer und Frischholz hatten in ihren Kulturen bereits stets nur männliche Tiere bekommen, dagegen nie weibliche. Meine Untersuchungen ergaben aber, dass ebenso rein weibliche Linien vorkommen, dass also die Art stets getrenntgeschlechtlich ist.

Wie Krapfenbauer und Frischholz machte auch ich die Erfahrung, dass bei weitem öfter Männchen wie Weibchen vorkommen. So waren alle meine Kulturen, die ich seit August 1910 bis Januar 1911 hielt, männlich, obwohl ich mir wiederholt Material holte. Ich muss ferner betonen, dass ich das Material nie von ein und derselben Stelle eines Tümpels nahm, sondern stets von möglichst vielen, um zu vermeiden, nur die Knospen eines Tieres mitzunehmen.

Um den Gonochorismus der *fusca* noch strenger zu beweisen, hätte ich ferner gern geschlechtsreife Tiere über die Geschlechtsperiode hinweg und später zu einer neuen Geschlechtsperiode ge-

bracht. Das ist mir indes nur an Männchen geglückt, die man verhältnismäßig leicht zu wiederholten Geschlechtsperioden bringen kann[3]). Stets aber waren bei *fusca* diese Tiere, die einmal Hoden entwickelt hatten, bei abermaliger Geschlechtsproduktion männlich. Leider gelang es mir nicht, auch *fusca*-Weibchen über die Geschlechtsperiode hinwegzubringen. Im ganzen letzten Sommer bekam ich nur männliche Kulturen, keine einzige weibliche, und die weiblichen Kulturen im Frühjahr waren alle so stark gefüttert und hatten so viele Eier produziert, dass alle Tiere regelmäßig nach der Eiablage starben, zum großen Teil auch infolge starker Verpilzungen in der Durchlüftung.

Ich möchte hier noch einige Beobachtungen anschließen, die ich an ***grisea*-Kulturen** machte und die bezüglich des Gonochorismus dieser Spezies von Interesse sein dürften. Im allgemeinen gilt *Hydra grisea* für hermaphrodit. Fast regelmäßig wurde an Massenkulturen von *grisea* beobachtet, dass sie bald männlich und bald weiblich wurden. Nussbaum fand auch (Aquar. I und II), „dass aus weiblichen Polypen und ihrer durch Knospung entstandenen Nachkommenschaft Männchen wurden". Aber in nur ganz seltenen Fällen wurde ein und dasselbe Tier über mehrere Geschlechtsperioden hin verfolgt, obwohl das Experimentieren in dieser Richtung zur Aufklärung der bei dieser Spezies sicher nicht so einfach liegenden Geschlechtsverhältnisse sehr wünschenswert wäre. Ich möchte deshalb hier einige meiner *grisea*-Kulturen beschreiben, in denen einzelne Tiere bis 4 Monate lang beobachtet wurden. Frischholz beschreibt einen Fall (Kultur 29), in dem eine *Hydra grisea*, die einmal weiblich gewesen war, später auch wieder Eier produzierte. „Jedenfalls war diese ursprünglich weibliche Kultur durch sonst geeignete Einwirkung nicht zur Hodenbildung zu bringen; und ich bin fest überzeugt, wenn diese Kultur Geschlechtstiere gebracht hätte, wären es nur weibliche gewesen." Ebenso finden wir bei Weltner (1908) die Beschreibung eines gleichen Falles. Er bekam im Dezember 1907 von Herrn Prof. Plate eine Anzahl Exemplare von *Hydra grisea* und fütterte diese reichlich (wahrscheinlich im gewärmten Zimmer. Nähere Angaben darüber fehlen), so dass manche Tiere bis sieben Knospen trugen. „Am 16. Januar 1908 sah ich eine *Hydra* mit drei Eiern, am 20. eine mit zwei Eiern, eine andere mit fünf Eiern, jedes dieser Tiere hatte eine Knospe. Tiere mit Hoden waren nicht vorhanden. In der Folgezeit bis zum 9. Februar entwickelten zahlreiche Exemplare meiner *Hydra grisea* Eier, aber nie Sperma." Und später: „Diese Beobachtungen zeigen, dass die sonst zwittrige *Hydra grisea* im Aquarium getrennt-

3) Ich betone hier besonders, dass bei diesen Versuchen immer ein und dasselbe Individuum zu wiederholten Geschlechtsperioden gebracht wurde, nicht etwa zuerst ein Eltertier und dann von ihm stammende Knospen.

geschlechtlich auftreten kann und unbefruchtete Eier ablegt, die nicht zu normalen Gebilden, d. h. mit stachelbewehrter Schale, sich entwickeln, sondern zugrunde gehen, ein Verhalten, welches ich in der freien Natur bei keiner der bei Berlin vorkommenden Arten beobachtet habe.“ Im allgemeinen stimmt also diese Beobachtung mit der Frischholz'schen überein, obwohl von Weltner leider auch nicht jedes einzelne Tier exakt beobachtet wurde. Da es mir nun gelang, zweimal ein und dasselbe Weibchen zu wiederholter Geschlechtsbildung zu bringen und in beiden Fällen die Tiere, die einmal Eier produziert hatten, wieder Eier produzierten, möchte ich die Kulturen näher angeben:

Tabelle IX: Eine *grisea*, die am 20. Dezember 1909 zwei Eier entwickelt hatte, ging nach deren Ablage Mitte Januar zur Knospung über. Ende Januar, am 29., wurde das Tier zum zweiten Male geschlechtsreif und zwar wieder weiblich; auch die von ihm stammende Knospe M II r β produzierte später Eier, desgleichen die von diesem Weibchen am 10. März freigewordene Knospe.

Tab IX: *Hydra grisea.*

Datum	Kultur: M II r	Kultur: M II r α	Kultur: M II r β
20. Dez. 1909	♀ mit Knospe in Zi-T. isoliert		
14. Jan. 1910	Knospe frei = M II r α	Knospe von M II r in Zi-T. gefüttert	
29. „ „	II. Eibildung!		
31. „ „	Knospe am Tier	Depression	
4. Febr. „	Knospe frei = M II r β		Knospe von M II r in Zi-T. isoliert und gefüttert
9. „ „		†	
8. März „			Knospe am Tier
10. „ „			in 20° gestellt, Knospe frei
21. „ „			Eianlagen an beiden Tieren

Im anderen Falle handelte es sich um die Kultur M II w (Tabelle X). Ich isolierte am 27. Januar 1910 eine *grisea* aus einem großen Glas, in dem Material aus Föhring war. Das Tier hatte noch die zwei Eipolster der beiden unbefruchtet zerflossenen Eier, an einem Polster hingen außerdem noch Eifetzen, die jeden Zweifel darüber, dass es sich wirklich um ein weibliches Tier handelte, beseitigten. Ich stellte das Tier am 8. März, als es wieder

sehr kräftig war, in die Wärme (20° C.), wo es auch bereits nach 8 Tagen ein Ei entwickelte.

Tab. X: *Hydra grisea.*

Datum	Kultur: M H w
27. Jan. 1910	♀ mit 2 ausgelaufenen Eiern in **Zi-T.** isoliert
8. März „	in **20°** gestellt
11. „ „	gefüttert!
16. „ „	Ei am Tier
17. „ „	Ei zerlaufen

Es verdient also die Erscheinung, dass weibliche *grisea* immer nur wieder Eier produzieren, Beachtung. Wahrscheinlich werden weibliche *grisea* selbst nie wieder männlich.

Selbstverständlich genügen diese wenigen angeführten Kulturen nicht zum Beweis für meine Behauptung, aber ich wollte sie anführen, da es mir scheint, dass die Geschlechtsverhältnisse bei *grisea* doch komplizierter liegen als allgemein angenommen wird. Ob in der Tat gonochoristische *grisea* vorkommen, wage ich nicht zu entscheiden, obwohl die Tabellen IX, X und XI dafür sprechen könnten. Wie Tabelle XI zeigt, beobachtete ich auch eine männliche *grisea* mit einer von ihr stammenden Knospe über 4 Monate lang. Selbstverständlich hatten beide Tiere während dieser 4 Monate auch andere Knospen hervorgebracht, die ich aber immer beseitigte, um nur die zwei Tiere einmal genau betreffs ihrer Geschlechtsentwickelung zu untersuchen. Alle anderen Knospen wurden also entfernt, da ich sie natürlich nicht alle einzeln neben meinen vielen *fusca*-Kulturen weiter kultivieren konnte. Ich berichte deshalb nur über diese zwei Tiere. Wie Tabelle XI zeigt, entwickelt also das Stammtier viermal (am 3. Januar, 20. Januar, 3. Februar und 18. Februar), die Knospe von ihm nach ihrer Ablösung fünfmal (nämlich am 23. Februar, 13. März, 28. März, 13. April und 26. April) Hoden, aber nie ein Ei. — Später fand ich die gleiche Erscheinung an einem anderen Tier; es wurde auch über 4 Monate lang beobachtet und entwickelte fünfmal Hoden, aber nie ein Ei.

Fassen wir also meine Resultate zusammen, so ergibt sich: *Hydra fusca* ist stets getrenntgeschlechtlich, alle durch Knospung von einem Tier stammenden Nachkommen haben stets dasselbe Geschlecht. *Hydra grisea* ist hermaphrodit, aber wahrscheinlich behalten die Tiere, die einmal Eier produziert haben, den weiblichen Charakter bei, produzieren also nie wieder Hoden.

Tab. XI: *Hydra grisea.*

Datum	Kultur: **M II q 2**	Kultur: **M II q 2 α**
3. Jan. 1910	♂ in **Zi-T.** isoliert	
12. „ „	ohne Hoden, gefüttert	
20. „ „	II. Hodenbildung!	
26. „ „	eine Knospe frei = M II q 2 α	Knospe von M II q 2 in **Zi-T.** gefüttert
3. Febr. 1910	III. Hodenbildung!	
10. „ „	Hoden und 2 Knospen am Tier	↓
15. „ „	ohne Hoden (Knospen schon am 11. beseitigt)	Knospung stark Knospen stets beseitigt
18. „ „	IV. Hodenbildung!	in **10°** gestellt
21. „ „		in **Zi-T.** zurück
23. „ „		I. Hodenbildung!
3. März „	ohne Hoden	Knospe am Tier
4. „ „		ohne Hoden, eine Knospe beseitigt
13. „ „		II. Hodenbildung!
19. „ „	Tier in **20°** gestellt, gefüttert	
21. „ „		Kultur in **20°** gestellt
24. „ „		Hoden völlig verschwunden
25. „ „	2 Knospen am Tier, in **Zi-T.** schwach	
28. „ „		III. Hodenbildung!
29. „ „	Depression	
1. April „		Spermatozoen wandern aus
8. „ „		ohne Hoden, Knospe am Tier
10. „ „	eine der beiden Knospen infolge der Depression noch heute am Tier	Knospe beseitigt
13. „ „		IV. Hodenbildung!
18. „ „	†	
20. „ „		ohne Hoden
26. „ „		V. Hodenbildung!
27. „ „		Tier in Depression, in **Zi-T.** gestellt
11. Mai „		†

Vielleicht kommt überhaupt außer Hermaphroditismus auch Gonochorismus vor oder existiert ein bisher noch nicht bekannter Fortpflanzungszyklus.

d) Depression und geschlechtliche Fortpflanzung.

Frischholz, der die Depressionserscheinungen bei *Hydra* kürzlich genauer studierte, hatte vergebens nach einem Zusammenhang zwischen Depression und geschlechtlicher Fortpflanzung gesucht, wie ihn Krapfenbauer an seinen Futter-Kälte-Kulturen gefunden zu haben glaubte und wie er bei Protozoen von Calkins, Hertwig, Popoff u. a. beobachtet worden ist. Er sagt: „Es treten meist die Geschlechtstiere auf, ohne dass vorher in den Kulturen sich irgendwelche Depressionserscheinungen gezeigt hätten, ja sogar bei besonders gesundem und kräftigem Aussehen der Tiere," und später: „Jedenfalls war es nicht möglich, in der Aufeinanderfolge und den Abständen der zahlreichen Depressionen und Perioden geschlechtlicher Ausbildung irgendwelche Regelmäßigkeit zu erkennen."

Nach Popoff äußert sich die Depression bei Protozoen bekanntlich durch völligen Stillstand der Lebensfunktionen: Nahrungsaufnahme, Assimilation und Teilung; sie kann sich selbst regulieren dadurch, dass der im Depressionszustand anormal chromatinreiche Kern Chromatin ausstößt. Aber diese Autoregulation genügt nicht für alle Zeit. Je älter die Zelle wird, um so schwerer werden die Depressionen und um so schwieriger wird die Regulation, bis schließlich eine Autoregulation unmöglich wird und das Tier dem Tode verfällt, wenn nicht durch eine Konjugation die Depression beseitigt wird. „In diesen tiefen Depressionen tritt der Konjugationstrieb ein, welcher zu richtigen Konjugationsepidemien führt. — Der Konjugationsvorgang ist somit als ein regulatorischer Prozess aufzufassen."

Ganz ähnliche Depressionserscheinungen wie bei Protozoen kommen nun auch bei *Hydra* vor. Sie wurden zuerst von Hertwig beobachtet und nach ihm von Krapfenbauer, vor allem aber von Frischholz beschrieben. Hertwig übertrug auf sie zum ersten Male den Namen Depression. Die Depression bei *Hydra* äußert sich nach Frischholz folgendermaßen: die Tiere verweigern die Nahrungsaufnahme, ihre Tentakeln verkürzen sich auf etwa die halbe Körperlänge, werden unbeweglich und sind an ihren freien Enden geknöpft oder keulenförmig verdickt (= schwache Depression). Schreitet die Depression weiter vor, so werden die Tentakeln bis 1 mm groß und stehen starr vom Körper ab (= mittlere Depression). Endlich kann der Körper sich stark kontrahieren und der Tentakelkranz bis auf kleine Höcker verschwinden; die Tiere verlieren die Fähigkeit sich anzuheften (= starke De-

pression), oder die Polypen erscheinen nur noch als kleine kugelige Klümpchen (= hochgradige Depression). Demnach äußert sich die Depression bei *Hydra* ebenfalls in völligem Stillstand der Lebensfunktionen.

Es lag nahe, zwischen der Depression der Einzelligen und der der Mehrzelligen nach weiteren Parallelen zu suchen. Krapfenbauer glaubte auch einen solchen Zusammenhang zwischen Depression und Konjugation gefunden zu haben, wie er für Protozoen beschrieben ist. Er sah, dass jedesmal (in Kälte-Futter-Kulturen) „der Hodenbildung ein an Depression erinnernder Zustand vorausging". Die Beobachtung Krapfenbauer's ist nicht ganz unrichtig. Auch in meinen Futter-Kälte-Kulturen sah ich oft, dass die Verdauung der aufgenommenen Nahrung wesentlich langsamer vor sich ging als in Zimmer-Futter-Kulturen. Oft verdauten die Polypen in Kälte die Daphniden erst binnen 2—3 Tagen, sie zeigten also 3 Tage lang die nach reichlicher Nahrungsaufnahme stets charakteristische sackförmige Gestalt. Ich glaube indes nicht, dass wir diese Verlangsamung in der Verdauung als Depression bezeichnen können. Sie ist wohl nur durch die Kälte verursacht, in der die Verdauung stets viel langsamer vor sich geht als in der Wärme. Haben nämlich die Tiere die unverdaulichen Daphnidenschalen wieder von sich gegeben, so sind sie völlig normal und meist sehr kräftig, so dass ein Weiterfüttern absolut unschädlich ist. Dass wir es hier nicht mit einer Depression zu tun haben, scheint mir auch aus der Tatsache hervorzugehen, dass *Hydra grisea*, die bekanntlich in Wärme geschlechtsreif wird, nie vor der Geschlechtsproduktion einen solchen an Depression erinnernden Zustand zeigt, auch wenn sie noch so stark gefüttert wurde.

Ein Zusammenhang zwischen Depression und geschlechtlicher Fortpflanzung existiert also meines Erachtens nicht. Im Gegenteil: alle meine Kulturen ergaben das Resultat, dass Tiere, die sich in Depression befinden, nie Hoden oder Ovarien ausbilden. Nur ganz gesunde und kräftige Tiere kommen zur Geschlechtsproduktion, nie schwächliche. Wie sollten auch die Polypen, die sich in Depression befinden, die die Fähigkeit, sich zu ernähren, sich zu bewegen, Knospen zu produzieren, völlig verloren haben, Geschlechtsprodukte ausbilden, d. h. alle die vielen Zellteilungen durchmachen, die zur Entwickelung reifer Eier oder Spermatozoen nötig werden! Ebenso wie die Tiere nicht imstande sind, Knospen zu bilden, ebenso können sie zur Zeit der Depression auch nicht Geschlechtsprodukte entwickeln. Es schließt also die Depression eine Ausbildung von Eiern oder Hoden völlig aus.

4. Zusammenfassung und Schluss.

Meine Untersuchungen über die Geschlechtsverhältnisse von *Hydra fusca* führten also zu folgenden Resultaten:

1. *Hydra fusca* wird geschlechtsreif bei einer Temperatur von ca 10°, dagegen wie Frischholz richtig angab, nie in Zimmertemperatur.

2. Der Hunger hat auf den Eintritt einer Geschlechtsperiode keinen Einfluss. Alle Zimmer-Futter-Kulturen und alle Zimmer-Hunger-Kulturen blieben in den $^5/_4$ Jahren meiner Kulturführung ausnahmslos steril, dagegen entwickelten sowohl Kälte-Futter-, wie Kälte-Hunger-Kulturen regelmäßig Eier oder Hoden. Das Maß der Fütterung ist nur von Einfluss auf die Intensität der Hoden- oder Eibildung, insofern schwach gefütterte oder hungernde Tiere stets nur einige, stark gefütterte Tiere dagegen stets sehr viele Hoden oder Eier entwickeln.

3. *Hydra fusca* ist stets getrenntgeschlechtlich. Nie werden in einer Massenkultur, die durch Knospung von einem einzigen Tier gewonnen war (Kulturen in reinen Linien), männliche und weibliche oder hermaphrodite Tiere gefunden, sondern immer entweder nur Männchen oder nur Weibchen. Männchen über die Geschlechtsperiode hinweg und später zu erneuter Geschlechtsproduktion gebracht, blieben stets männlich. Leider gelang es nie, ein und dasselbe Weibchen zu einer zweiten Eibildung zu bringen, weil alle weiblichen Kulturen zu stark gefüttert waren und die Tiere nach Ablage ihrer Eier starben. Alle Kulturen, die ich später in großer Zahl führte, waren stets männlich, so dass der Versuch nicht von neuem gemacht werden konnte. — Ob bei *Hydra grisea* außer Hermaphroditismus auch Gonochorismus vorkommt, wage ich nicht bestimmt zu entscheiden. Es scheint mir aber sicher, dass *grisea*-Weibchen nie selbst wieder Hoden produzieren. Jedenfalls sind bei *Hydra grisea* die Geschlechtsverhältnisse viel komplizierter als bisher allgemein angenommen wird und verdienten noch eingehende Untersuchungen. Da meiner Meinung es nicht ausgeschlossen ist, dass bei *Hydra grisea* ein Fortpflanzungszyklus vorliegt, ist es vor allem nötig, dass *Hydra grisea* vom Ei aus kultiviert wird und dass weniger an Massenkulturen als am einzelnen Tiere weitere Beobachtungen angestellt werden (s. meine Kulturen in Tab. IX—XI).

4. Irgendwelche Beziehungen zwischen Depression und geschlechtlicher Fortpflanzung, wie sie Popoff u. a. für Protozoen angegeben haben und wie sie Krapfenbauer auch bei *Hydra* beobachten zu können glaubte, existieren bei *Hydra* nicht. Nie fallen Depressionsperioden mit Perioden geschlechtlicher Fortpflanzung zusammen, da die Depression bei *Hydra* die Entwickelung von Gonaden völlig unterdrückt.

Ich möchte hier noch einige allgemeine Bemerkungen über die Depression der *Hydra* anschließen Wie Frischholz angibt, beginnt der äußerlich erkennbare Verlauf der Depression mit Verweigerung der Nahrungsaufnahme und Tentakelverkürzung. Die ersten Stadien der Depression sind also äußerlich am Tier sicherlich nicht wahrnehmbar. Es muss vielmehr noch eine latente Depression bei *Hydra* vorkommen, die uns alle die Erscheinungen, wie teilweise Sterilität der Kulturen und verschiedenartigste Missbildungen erklärt. Wie schon frühere Forscher stets angaben, kommt es nicht selten vor, sondern fast regelmäßig, dass Kulturen, die zur Ausbildung von Geschlechtsprodukten in die „geeignete" Temperatur gestellt wurden, zum großen Teil steril bleiben. Immer nur wird ein größerer oder kleinerer Prozentsatz der Tiere geschlechtsreif, nur selten die ganze Kultur. Ich kann mir diese Erscheinung, diese teilweise Sterilität großer Kulturen, der ich auch häufig begegnete, nicht anders erklären, als dass sie durch eine äußerlich nicht wahrnehmbare, also eine latente Depression verursacht wird, die die Ausbildung von Eiern oder Hoden unterdrückt. Die Tiere können dabei oft recht kräftig aussehen, ja sogar Nahrung zu sich nehmen. Dagegen scheint die Verdauung der Nahrung zu stocken; denn ich habe nie beobachten können, dass solche Tiere Knospen trieben, obwohl sie wiederholt Futter zu sich nahmen. — Ebenso erkläre ich mir das so oft von früheren *Hydra*-Forschern beobachtete Auftreten von *Hydra*-Kolonien als Folgeerscheinungen vorhandener Depressionen. Die Koloniebildung ist schon oft in früheren Arbeiten erwähnt, beschrieben und abgebildet worden. Die schönste Abbildung einer Kolonie hat schon im Jahre 1744 Trembly gegeben. Er bildet eine *Hydra*-Kolonie von 19 Individuen ab. Nach ihm wurden auch von Rösel (1755) Koloniebildungen beobachtet, später auch von Asper (1880) und von Nussbaum (1887). Aber erst Hase (1909) bemüht sich, eine Erklärung für die von ihm beobachteten Koloniebildungen zu geben: „Zu dieser Ansicht, dass eine Alterserscheinung vorliegt, bin ich aus drei Gründen gekommen: einmal sah ich bei jüngeren [4]) Individuen diese Erscheinung nie, frühestens trat sie am Ende des zweiten Monats auf, ferner gingen die Knospen, losgelöst aus dem Kolonieverband, sehr rasch zugrunde, sie schienen senil zu sein, und endlich hatten die koloniebildenden Individuen eine hohe Tentakelzahl." Dass die Koloniebildung stets nur an alten Tieren vorkommt, stimmt mit meinen Beobachtungen überein. Dagegen ist die Tentakelzahl nicht stets eine besonders hohe, wie ich gleich

4) Der Ausdruck „jüngere" und „ältere" Individuen dürfte wenig geeignet sein. Gemeint sind von Hase mit „älteren" Hydren Tiere, die schon längere Zeit Knospen abgeschnürt haben, mit „jüngeren" wohl solche Tiere, die noch nicht lange Zeit von einem Eltertier abgeschnürt sind.

zeigen werde. In meinen Kulturen traten zweimal Kolonien auf. Im ersten Falle handelte es sich um eine *Hydra fusca*, an der eine Knospe saß. Die Knospe hatte drei Tentakel und war am basalen Pol breit in das Eltertier eingefügt, nach dem Mund zu dagegen kegelförmig zugespitzt. Sie blieb 3 Monate an dem Eltertier befestigt und behielt stets nur drei Tentakel. Ich hatte diese *Hydra fusca* aus einer großen Kultur gerettet, in der alle anderen Polypen kurz nach Isolierung des genannten Tieres infolge einer Depression starben. Das isolierte Tier wurde bald völlig normal und trieb, während die verwachsene Knospe stets am Elter blieb, eine Knospe, die sich abschnürte. Nach einiger Zeit setzte auch an der drei Tentakel tragenden Knospe die Knospung ein, so dass bisweilen sieben Tiere eine Kolonie bildeten. Erst nach drei Monaten wurden die beiden zusammengebliebenen Polypen durch eine Längsteilung voneinander getrennt. Die Verwachsung war also zweifellos eine Folge der Depression gewesen. — Im anderen Falle starb die Kolonie, die aus vier in Zusammenhang gebliebenen Individuen bestand, 4 Tage nach ihrer Isolierung ab. Wenn Hase (1909), der sogar eine neunköpfige *grisea*-Kolonie abbildet, die Koloniebildung als „Alterserscheinung" ansieht, so will das nichts anderes heißen, als dass sich die Tiere in einem, vielleicht äußerlich nicht erkennbaren Depressionszustand befanden. Dass sich die Kolonie in Depression befand, geht aus der Bemerkung des Verfassers hervor, dass sich die Knospen von der Kolonie nicht ablösten, sondern im Verband mit dem Stammtier blieben und mit diesem zusammen völlig zerfielen. Da aber keine Knospenablösung stattfand, musste wohl eine Stockung in den Lebensfunktionen des Stammtieres, also eine Depression vorgelegen haben. Die Knospen, die sich von meinen Kolonien später abschnürten, blieben dagegen am Leben, konnten sogar später zur Geschlechtsproduktion gebracht werden. Ein Beweis, dass die Koloniebildung nur die Folge einer vorübergehenden Depression des Elters war.

In den Rahmen solcher Missbildungen gehören ferner die Fälle von „Doppelköpfigkeit". Ich beobachtete sie zweimal; auch hier handelt es sich wohl immer um eine durch vorübergehende Depression verhinderte Abtrennung einer Knospe von ihrem Stammtier. Denn das eine doppelköpfige Tier, das ich beobachtete (Taf. VII C_1), war bald wieder so kräftig, dass es, in Zimmertemperatur gestellt, Knospen abschnürte und, in Kälte gestellt, ein Ei entwickelte, wobei es stets doppelköpfig blieb. „Doppelflüssigkeit" trat einmal in einer Kältekultur an einem Tier auf, das steril blieb, während die anderen Tiere derselben Kultur zur gleichen Zeit Hoden entwickelten. Die Sterilität dieses einen Tieres beweist, dass das Tier sich in Depression befunden hatte. Und endlich sei ein Fall von „Tentakelspaltung" erwähnt, den ich

ebenfalls in einer Kältekultur an einem sterilen Tier beobachtete, während die anderen Tiere der Kultur Hoden entwickelt hatten.

Die erwähnten Fälle von Koloniebildung, Doppelköpfigkeit, Doppelflüssigkeit und Tentakelspaltung lehren uns also, dass außer den von Frischholz als typisch beschriebenen Depressionen auch solche vorkommen, die sich makroskopisch nur als Missbildungen erkennen lassen. Da solche Tiere aber nicht immer absterben, sondern oft lange noch am Leben bleiben können, dürfte es richtiger sein, derartige Missbildungen nicht als Alterserscheinungen, sondern auch als Depressionserscheinungen aufzufassen.

V. Benutzte Literatur.

1844. Laurent, L. Zoophytologie (Voyage autour du monde de la Bonite). 6 Tafeln im Atlas des Reisewerkes.

1877. Kleinenberg, N. *Hydra.* Eine anatomisch-entwickelungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig.

1880. Asper. Beiträge zur Kenntnis der Tiefseefauna der Schweizer Seen. Zool. Anz., 3. Jahrg.

1883. Jickeli, C. F. Der Bau der Hydroidpolypen. I. Teil. Morph. Jahrb., Bd. VIII.

1887. Nussbaum. Über die Teilbarkeit der lebenden Materie. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 29.

1891. Brauer, A. Über die Entwickelung von *Hydra.* Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 52.

1892. Nussbaum, M. Geschlechtsentwickelung bei Polypen. Sitzungsber. der Niederrhein. Gesellsch. S. 13 u. 40. Abteilung B.

1903. Hertwig, R. Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitzungsber. der Gesellsch. f. Morph. u. Phys. München.

1903. — Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biolog. Centralbl., Bd. XXVIII.

1905. Downing, E. R. The spermatogenesis of *Hydra.* Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. XXI.

1905. Hertwig, R. Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. d. deutsch. Zool. Gesellsch. Breslau.

1906. — Über die Ursache des Todes. Öffentl. Vortrag (erschienen in: Allgem. Zeitg., Nr. 288—289).

1906. Annandale, N. Memoirs of the Asiatic Society of Bengal. The Common *Hydra* of Bengal.

1906. Hertwig, R. Über Knospung und Geschlechtsentwickelung von *Hydra fusca.* Biolog. Centralbl., Bd. XXVI.

1906. Schultz, E. Über Reduktionen. II. Über Hungererscheinungen bei *Hydra fusca* L. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 21.

1907. Nussbaum, M. Zur Knospung und Hodenbildung bei *Hydra.* Biolog. Centralbl., Bd. XXVII.

1907. Mrázek, A. Einige Bemerkungen über die Knospungen und geschlechtliche Fortpflanzung bei *Hydra.* Biolog. Centralbl,, Bd. XXVII.

1907. Whitney. The Influence of External Factors in Causing the Development of Sexual Organs in *Hydra viridis.* Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 24.

1907. Annandale, N. Notes on the Freshwater Fauna of India. *Hydra orientalis.* Journ. Proc. Asiat. Soc. Bengal, Vol. 3.

1907. Popoff, M. Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Suppl. I. Festband f. R. Hertwig.
1908. Krapfenbauer, A. Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von *Hydra*. Inaug.-Diss. München.
1908. Weltner, W. Zur Unterscheidung der deutschen Hydren. Arch. f. Nat.-Gesch., Jahrg. 73.
1908. Steche, O. Der gegenwärtige Stand unseres Wissens vom Süßwasserpolypen (*Hydra*). Internationale Revue der ges. Hydrobiologie und Hydrographie.
1908. Downing, E. R. The Ovogenesis of *Hydra fusca*. Biolog. Bull., Vol. 15.
1908. Brauer, A. Die Benennung und Unterscheidung der *Hydra*-Arten. Zool. Anz., Bd. 33.
1909. Frischholz, E. Zur Biologie von *Hydra*. Depressionserscheinungen und geschlechtliche Fortpflanzung. Biolog. Centralbl., Bd. XXIX.
1909. — Biologie und Systematik im Genus *Hydra*. Zool. Annalen. Würzburg.
1909. Nussbaum, M. Über Geschlechtsbildung bei Polypen. Bonn 1909. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 130.
1909. Hadzi, J. Die Entstehung der Knospe bei *Hydra*. Arbeiten aus dem Zool. Inst. Wien, Bd. 18.
1909. Hase, A. Über die deutschen Süßwasserpolypen etc. Arch. f. Rassen- und Ges.-Biologie, Heft 6.
1910. Toppe, O. Bau- und Nesselzellen der Cnidarier. Zool. Jahrb Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 29.
1910. Berninger, J. Über Einwirkung des Hungers auf *Hydra*. Zool. Anz., 4. Oktober.
1910. Kölitz, W. Morphologische und experimentelle Untersuchungen an *Hydra*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 31, Heft II.

Martin H. Fischer's Lehre von der Bindung des Wassers in den Zellen.

Von **Rudolf Höber.**

Von Martin H. Fischer ist vor kurzem ein Buch mit dem Titel „Das Ödem" veröffentlicht worden[1]). Das Werk würde diesem Titel nach wohl kaum eine ausführlichere Würdigung gerade an dieser Stelle erfordern, wenn nicht vom Autor aus seinen speziellen Experimentalstudien über das Zustandekommen des Ödems auch neue Auffassungen über einige Grundfragen der Physiologie abgeleitet worden wären, welche eine Stellungnahme erheischen.

Die tatsächlichen Angaben Fischer's sind etwa folgende: 1. Umschnürt man den Oberschenkel eines Frosches so stark, dass die Zirkulation sistiert, oder schneidet man das Bein einfach ab und hängt es dann in Wasser, so tritt ein starkes Ödem auf, d. h. das Bein schwillt durch Wasseraufnahme an. 2. Das Ödem wird noch stärker, wenn man das Bein oder auch ausgeschnittene Muskeln nicht in Wasser, sondern in verdünnte Säure

1) Martin H. Fischer, Das Ödem. In deutscher Sprache herausgegeben von Karl Schorr und Wolfgang Ostwald. Dresden, Th. Steinkopff, 1910. 223 S., 6 Mk.

(oder Lauge) einhängt. 3. Ebenso wie das Bein verhalten sich hydrophile Kolloide, wie z. B. Gelatinegallerte oder Fibrin; auch Variationen in der Konzentration wie in der Art der Säuren führen zu ungefähr gleichartigen Veränderungen in der Wasseraufnahme beim Bein und bei den Kolloiden. 4. Zusatz von Salzen zur Säure vermindert die Wasseraufnahme und zwar wiederum je nach Konzentration und Art des Salzes beim Bein und bei den Kolloiden ungefähr in gleicher Weise; ein Zusatz von Nichtleitern hat dagegen in beiden Fällen keinen wesentlichen Einfluss auf die Wasseraufnahme. 5. Bei vielen Erkrankungen, die mit Ödembildung einhergehen, wie z. B. bei Zirkulationsstörungen mit begleitendem Sauerstoffmangel der Protoplasten, oder bei Nierenentzündungen u. a., ebenso im Todeszustand, in dem es zu Ödem kommen kann, wird das Protoplasma sauer.

Aus diesen Tatsachen wird die Lehre abgeleitet, dass die Wasserbindung im Ödem auf einer pathologisch erhöhten Quellbarkeit der Protoplasmakolloide beruht.

Im großen ganzen wird man dieser Ödem-Theorie wohl zustimmen können, wenn sie auch sicherlich nicht die ganze Wahrheit enthält. So ist beispielsweise von Overton[2]) durch Versuche wahrscheinlich gemacht worden, dass im Tode oder bei Schädigungen die Plasmahaut der Zellen ihre Eigenschaften einer mehr oder weniger semipermeablen Membran allmählich einbüßt und sukzessive für Stoffe von immer geringerer Diffusibilität durchgängig wird. Daher können im Beginn einer Schädigung leicht diffusible Stoffe, wie z. B. Kochsalz, in die Zelle eindringen, deren osmotischen Druck steigern, damit eine Wasseranziehung bewirken und auf die Weise Ödem verursachen[3]).

Nun ist aber M. Fischer weiter gegangen und hat seine Auffassung von der Wasserbindung im Ödem zu einer allgemeinen Theorie der Wasserbindung im Protoplasma generalisiert; er ist der Ansicht, dass nicht bloß das Wasser im erkrankten Protoplasma, sondern auch das Wasser des normalen Protoplasten, ja sogar das Wasser in den Säften, wie z. B. im Blutplasma, als Quellungswasser anzusehen ist, während seit den Versuchen von Pfeffer und de Vries und seit Aufstellung der Lösungstheorie durch van't Hoff die osmotischen Kräfte, wenn auch keineswegs einzig und allein, so doch vorzugsweise und neben den Quellungskräften für die Wasseranziehung von seiten der Zellen, für die Verteilung des Wassers zwischen Protoplast und Medium, verantwortlich gemacht werden; und diese seine Gleichsetzung der Protoplasten mit einer bis zu einem bestimmten Gleichgewicht quellbaren Gallerte

2) Overton, Pflüg. Arch. 92, 155 (1902).

3) Siehe dazu R. Höber, Physik. Chemie der Zelle und der Gewebe. 3. Aufl. (1911), S. 62.

führt Fischer weiter zu der Meinung, die gangbaren Vorstellungen von dem Vorhandensein irgendeiner die Protoplasmen umschließenden Plasmahaut seien entbehrlich; die Plasmolyse durch eine stärker konzentrierte Salzlösung sei dasselbe wie die Entquellung einer Gallerte in eben derselben Lösung, wobei auch keine Membran in Frage komme, Entsprechendes gelte für die Wasseraufnahme aus verdünnter Lösung; kurz: „wir werden keine Schwierigkeit finden, die verschiedenen experimentellen Tatsachen bequem zu erklären, ohne überhaupt die Existenz einer impermeablen oder teilweise permeablen Zellmembran zu fordern, indem wir einfach annehmen, dass die Zellsubstanz aus einem Gemische verschiedener kolloider Lösungen besteht" (S. 94).

Ich halte diese Ansicht für völlig verkehrt und für verwirrend gerade in diesem Moment, in dem die Membranfrage in der Physiologie eine Krise durchzumachen hat. Wir brauchen die einzelnen Argumente des Autors nur ein wenig genauer zu prüfen, um zu sehen, wie anfechtbar sie sind.

Nach der Ansicht von M. Fischer schwillt z. B. ein frischer Froschmuskel, den man in destilliertes Wasser legt, nicht deshalb, weil sich eine zwischen Muskelinhalt und Umgebung bestehende osmotische Druckdifferenz durch die Plasmahäute der Muskelfasern hindurch gerade so, wie durch eine Osmometermembran hindurch, ausgleicht, sondern weil der ausgeschnittene Froschmuskel Säure produziert, die die Quellungsfähigkeit der Muskelkolloide erhöht (S. 164 ff.). Die „physiologische Kochsalzlösung" ist dann nach M. Fischer nichts weiter, als eine Salzlösung, die „gerade die richtige Konzentration hat, um die durch die im Muskel stattfindende Säurebildung verursachte Quellung des Muskels eben zu hemmen." Aber was spricht nicht alles gegen diese Deutung! Nicht bloß dass der Muskel in der physiologischen Kochsalzlösung oder gar in Ringer'scher Lösung sehr lange funktionsfähig bleibt, was allein schon gegen eine erheblichere Säurebildung trotz Ausgeschnittenseins spricht. Es dürfte, wenn Fischer recht hätte, der Muskel überhaupt nicht von vornherein und dann für lange Zeit mit der Kochsalzlösung im Wassergleichgewicht stehen, sondern die fortschreitende Säurebildung müsste eine zunehmend konzentriertere Salzlösung zur Äquilibrierung der wachsenden Quellbarkeit erfordern, — was nicht zutrifft. Ferner bleibt bei Fischer's Anschauung ganz unbegreiflich, dass in einer mit der physiologischen Kochsalzlösung isotonischen Lösung eines Nichtleiters, wie Rohrzucker, Traubenzucker, Mannit o. dgl. der Muskel sein Normalvolumen behält, wo doch die Nichtleiter, wie Fischer extra feststellt, nicht befähigt sind, die aufquellende Wirkung von Säure hintanzuhalten. Es ist sehr sonderbar, dass Fischer zwar die Wirkung der Nichtleiter

bei dieser Gelegenheit zitiert, aber nur die Wirkung lipoidlöslicher Nichtleiter, wie Methylalkohol, die sich, eben wegen ihrer Lipoidlöslichkeit, rasch auf Muskelinhalt und Umgebung gleichmäßig verteilen und dann in der Tat den Muskel in ihrer Lösung ebenso stark schwellen machen, wie er in destilliertem Wasser schwillt. Das kann aber doch nur dann im Sinne der Fischer'schen Anschauungen gedeutet werden, wenn die Wirkung der genannten nichtlipoidlöslichen Nichtleiter, wie Rohrzucker, Traubenzucker und vieler anderer, einfach ignoriert wird! Weiter: Hätte Fischer recht, existierte wirklich keine Plasmamembran von beschränkter Durchlässigkeit, dann müssten die Salze auf die Muskeln und ihre Umgebung gerade so gleichmäßig verbreitet sein, wie sie sich auf eine Gallerte und ihr Medium verbreiten. Aber davon ist ja keine Rede, weder in bezug auf die Anionen noch auf die Kationen; ja es ist durch die neueren Untersuchungen von Urano und Fahr[4]) sogar wahrscheinlich geworden, dass z. B. Natrium überhaupt nicht in den Muskelfasern enthalten ist trotz des großen Natriumgehaltes des Plasmas. Freilich einen Moment scheinen auch Fischer die Schwierigkeiten, die aus der Verschiedenheit der Salzgehalte für seine Auffassung entspringen könnten, bewusst geworden zu sein. Aber er hilft sich mit den Schlagworten „Verteilung" und „Adsorption" darüber hinweg, ohne auf Feststellungen hinweisen zu können, dass der Verteilungskoeffizient zwischen Gallerte und Wasser entsprechend stark von Eins abweichen kann oder dass erhebliche Adsorptionen von Salzen vorkommen (S. 95). Dafür übersieht er bei anderen Gelegenheiten dann wieder die faktischen Verschiedenheiten im Salzgehalt der Zellen und ihrer Umgebung und deduziert die Membranlosigkeit des Protoplasmas aus dem Fehlschluss, gegen den ich mich schon öfter gewendet habe: „die Änderungen, welche wir bei physiologischen Reaktionen verschiedener Gewebe durch Zugabe von Elektrolyten hervorrufen können" (gemeint sind Änderungen der Funktion), „sprechen mit voller Entschiedenheit dafür, dass diese Elektrolyte imstande sein müssen, in die Zellen einzutreten" (S. 87 u. 92). Aber diese aprioristische Annahme einer Durchlässigkeit für die Salze ist durchaus keine zwangsmäßige, und meiner Meinung nach ist die Wirksamkeit der Salze keineswegs auf Innenwirkung zu beziehen, sondern auf Veränderung der Zelloberfläche, ihrer Plasmahaut.

Die Lehre Fischer's versagt also, und nicht nur aus den eben angeführten Gründen und nicht nur bei der Erklärung der Vorgänge am Muskel. Auch bei anderen Erscheinungen führt den Autor die unzweckmäßige Verallgemeinerung seiner Ödem-Auffassung

4) Urano, Zeitschr. f. Biologie 50, 212 u. 51, 483 (1908); Fahr, ebenda 52, 72 (1909).

auf Abwege. So findet er „die Erklärung für eine selbst sehr weitgehende Wasseraufnahme aus dem Gastro-Intestinaltrakt" im folgenden: das Blut des Pfortadergebietes ist sehr kohlensäurereich, also sehr quellungsfähig; das äußert sich z. B. in der bekannten Anschwellung der Blutkörperchen im venösen Blut (— die freilich, mindestens neben dem quellungsbefördernden Einfluss der Säure, auch andere Gründe hat); daher wird vom Darmlumen her Wasser ins Blut angesogen. — Es soll gewiss nicht behauptet werden, dass dieser Faktor der Venosität des Blutes gar keine Rolle bei der Resorption spielt; denn die Resorption ist ja ohne Zweifel ein sehr vielgliedriger Prozess; aber zur richtigen Einschätzung des Faktors sei doch immerhin daran erinnert, dass Resorption auch ohne jede Blutzirkulation stattfinden kann. — Ferner berichtet Fischer über Versuche von E. Frey über die Hemmung der Nierensekretion durch Narkotika. Die Erklärung dafür gibt ihm seine Ödemlehre: Narkose erzeugt Sauerstoffmangel, und Sauerstoffmangel geht mit Säurebildung einher; also hält das sauer werdende Nierengewebe das Wasser, welches sonst in den Harn überginge, zurück. Aber weder ist sicher, dass Narkose stets mit Sauerstoffmangel verbunden, noch dass sie stets von Säurebildung begleitet ist. Zudem müssten dann konsequenterweise die Narkotika die Resorption, gerade umgekehrt wie die Sekretion, beschleunigen, und wirklich beruft sich Fischer auf Angaben von Frey, nach denen bei demselben Grad der Narkose, bei denen die Harnbildung gehemmt wird, die Darmresorption nicht beeinträchtigt ist. Aber es kann doch gar keine Frage sein, dass das nur Sache der Empfindlichkeit für die Narkotika ist und dass die Resorption sich ebenso durch Narkotika in geeigneter Konzentration hemmen lässt, wie jede Zellaktion. Übrigens habe ich solche Narkose der Resorption auch gelegentlich beobachtet[5]).

Mir scheint nach alledem, dass Fischer die Tragweite seiner ja gewiss an sich interessanten Experimente weit überschätzt hat, und dass er vor allem in der Opposition gegen die Vorstellung der Plasmahaut ganz fehlgegangen ist. Ich bin gewiss der letzte, der die großen Schwierigkeiten, die sich dieser Vorstellung, zumal ihrer Ausbildung zur Lipoidtheorie, entgegenstellen, übersieht; aber dieser Art der Revision glaubte ich um so mehr entgegentreten zu müssen, als die Anschauungen von Fischer bereits Zustimmung erfahren haben[6]).

---

5) l. c. S. 508.

6) J. Traube, Pflüg. Arch. d. ges. Physiologie 140, 109 (1911).

Der geschlechtsbestimmende Faktor bei Tieren.

Zur Frage der willkürlichen Beeinflussung des Geschlechts der Keime bei den Säugetieren und Vögeln.

Von S. Kowalewsky.

Die Frage über die Ursachen, welche die Entwickelung der Keime zu Individuen männlichen oder weiblichen Geschlechts bedingen, hat die Aufmerksamkeit des Menschen seit langem gefesselt.

Versuche, die Frage zu lösen, finden wir schon in den alten heiligen Büchern — Aurweda der Inder, im Talmud der Hebräer u. s. w., da während der Morgenröte der menschlichen Kultur jede geistige Errungenschaft als eine Offenbarung der Götter betrachtet und in die Literatur der Priester aufgenommen wurde. — Nach der Trennung der Philosophie von der Religion beginnen die Philosophen sich mit der Geschlechtsfrage zu beschäftigen, indem sie dieselbe spekulativ zu lösen versuchen, so Aristoteles, Hippokrates, Anaxagores, Plinius u. a. — Nach Zergliederung der Philosophie in getrennte Disziplinen und nach Einführung experimentaler Untersuchungsmethoden werden Versuche gemacht, die genannte Frage auf experimentalem Wege zu lösen. Die einen sprechen von direkten Versuchen an Tieren, andere erforschen die Frage vermittelst statistischer Methoden. Es muss bemerkt werden, dass die Frage in diesem Stadium hauptsächlich Dilettanten, nicht aber die Vertreter der Wissenschaft beschäftigte. Es dürfte nicht notwendig sein, hier Hunderte von Namen der Personen anzuführen, welche die Frage nach statistischen Methoden untersuchten, da die Lösung biologischer Fragen auf diese Weise nicht als exakt wissenschaftlich bezeichnet werden kann, insbesondere wenn die statistischen Methoden nicht von Mathematikern ausgeführt werden. —

Mit der Erforschung jener Frage sind die Namen der Biologen: Thury, Schenk, Pflüger, Bock, Born u. a. verknüpft. Die gewöhnliche Nennung Prof. Thury's bei Versuchen mit Kühen beruht auf einem Missverständnisse, da Thury keine Versuche, die in Beziehung zur Geschlechtsfrage standen, ausgeführt hat; wohl aber hat er den Landwirt Karnatz gebeten, an dessen Herde die Theorie Thury's, welcher sie spekulativ entwickelt hatte, zu prüfen. Als Thury nach 2 Jahren H. Karnatz an seine Bitte erinnerte, erhielt er von ihm eine briefliche Bestätigung, in der gesagt war, dass er, Karnatz, sich der Theorie Thury's bediente und in 29 Fällen positive Resultate und kein negatives Resultat erzielte, weshalb er die Methode von Thury den Viehzüchtern empfiehlt, weil sie große ökonomische Vorteile verspricht. Allein, wenn er auch andern die Methode empfahl, selbst hat er sich derselben nicht bedient, wie

das aus dem Nachwort Thury's zu dieser brieflichen Bestätigung zu ersehen ist[1]).

Der letzte Umstand mahnt zur Vorsicht gegenüber den Versuchen Karnatz's. — In der Tat, wenn man die Wahrscheinlichkeit des Zufalls in Abzug bringt, so wird dieselbe in seinen Versuchen einen Bruch mit einem Nenner, der größer als 30000 ist, darstellen ($^1/_{32768}$), und da man als sicher ein Resultat annimmt, in dem die Wahrscheinlichkeit des Zufalls durch einen Bruch $^1/_{200} - ^1/_{1000}$ ausgedrückt wird (Poisson u. a.), so wird der Anteil des Zufalls in Karnatz's Versuchen vollkommen eliminiert und alle folgenden Versuche müssen folglich ein positives Resultat geben. Da aber dieses nicht der Fall war und die Kontrollversuche der Mitteilung von Thury in den Fermen der landwirtschaftlichen Akademien und in den Reichsgestüten ein negatives Resultat ergaben, so ist ersichtlich, dass die Versuche von Karnatz nicht das waren, was man mit dem Worte „Versuch" in der wissenschaftlichen Literatur bezeichnet. — Prof. Schenk war der Meinung, dass der intensive Stoffwechsel bei Überfluss von Stickstoffsubstanzen im Organismus der Mutter das männliche Geschlecht des Keimes bedingt, das Nahrungsregime als Mittel zur Erzielung einer Nachkommenschaft von bestimmtem Geschlecht dienen kann und als Kriterium der Intensität des Stoffwechsels die Abwesenheit des Zuckers im Harn anzusehen wäre. Jedoch erweisen sich diese Voraussetzungen weder theoretisch noch experimental als genügend begründet, da Schenk nur einige Beobachtungsfälle anführte mit dem Zusatz, dass seine Voraussetzungen nicht immer eingetroffen wären. —

Auf Grund des Angeführten erwies sich Schenk, als Autor einer Theorie der Geschlechtsbildung, nicht auf dem Niveau eines Gelehrten. — Die Versuche von Bock und Born an Fröschen wurden durch ähnliche Versuche von Pflüger widerlegt u. s. w.

Größere Aufmerksamkeit beanspruchen die Arbeiten aus dem Laboratorium von Prof. R. Hertwig mit verspäteter Befruchtung der Frösche zur Erzielung männlicher Nachkommenschaft. Diesen Versuch basiert Prof. R. Hertwig auf Prof. Thury's Theorie, welcher er Beifall zollt. Die erzielten Resultate entsprechen jedoch kaum der Theorie[2]). So bringt einer der Mitarbeiter R. Hertwig's — Kuschakewitsch — ein Protokoll der Versuche mit verspäteter Befruchtung, aus denen zu ersehen ist, dass in 30% der Versuche „ein Einfluss der Überreifung sich nicht bemerkbar macht". Dieser Autor sagt dann weiter, dass Mme King in den Versuchen

1) M. Thury. Das Gesetz über das Entstehen des Geschlechts bei Tieren und Menschen. 1865.

2) S. Kuschakewitsch, Geschichte der Entwickelung der Geschlechtsdrüsen bei *Rana esculenta*. Zur Frage der Bestimmung des Geschlechts. St. Petersburg 1910 (in russ. Sprache).

mit Kröten keinen Einfluss der verspäteten Befruchtung beobachtete, dagegen Hinweise fand, dass hohe Temperatur die Bildung von männlichen Individuen begünstigte, niedrige Temperatur dagegen weibliche, „was den theoretischen Voraussetzungen von R. Hertwig entsprechen soll"; in Wirklichkeit kann man wohl kaum von einer einander ersetzenden Beziehung zwischen einer verspäteten Befruchtung und Temperaturbedingungen reden.

Auf Grund des Gesagten gibt der Teil der Versuche R. Hertwig's, die ein positives Resultat erzielten, noch kein Recht, sie mit der verspäteten Befruchtung in Verbindung zu bringen. Wir können hier nicht alle Theorien der Geschlechtsbildungen besprechen, aber, um einigermaßen die Geschichte der Frage zu beleuchten, wollen wir sie in drei Gruppen teilen: Eine Gruppe werden jene Theorien bilden, die auf der Voraussetzung basieren, dass das Geschlecht vorausbestimmt wird durch Geschlechtsprodukte, die zweite — die Theorien, welche die Herkunft des Geschlechts mit den Bedingungen der Befruchtung in Verbindung bringen, und die dritte Gruppe wird jene Theorien umfassen, welche das Geschlecht in Abhängigkeit von den Bedingungen der Keimernährung bringen. Zu der ersten Gruppe gehören die Theorien, welche zwei Arten von Spermatozoen voraussetzten oder welche annahmen, dass die Geschlechtsorgane der rechten Hälfte des Körpers Produkte ausscheiden, die das Entstehen von männlichem Geschlecht bedingen, die der linken von weiblichem Geschlecht (Anaxagores, Plinius, Henke, Seligson u. a.). Das Irrtümliche dieser Voraussetzung ist augenscheinlich: wenn eine Differenzierung der Funktionen in den paarweise angeordneten Organen bestände, so würde sie in allen Organen, den Augen, den Ohren, den Nieren u. s. w. zu beobachten sein. —

Zur zweiten Gruppe muss man die Theorie von Thury zählen; dieser Forscher meinte, dass die Befruchtung des weiblichen Individuums am Anfange der Begattungslust eine weibliche Nachkommenschaft, gegen Ende — die männliche bedingt; die Theorie von Bock und Born wollte den geschlechtsbestimmenden Faktor von der Konzentration des das Ei befruchtenden Samens abhängig sehen; die Theorie von Dr. Sutkowsky, welcher die Ansicht vertrat, dass das Geschlecht des Keimes von der Reaktion der Vagina im Augenblicke der Einführung des Samens bedingt wird u. s. w. Die Theorien dieser Gruppe sind vorzugsweise empirischen Charakters und wurden gewöhnlich durch Kontrollversuche widerlegt.

Die Theorien der dritten Gruppe gründen sich auf statistische Daten (Ploss), oder stützen sich auf Versuche mit Insektenlarven, in denen die ärmlich genährten Larven der Käfer und Schmetterlingsraupen sich zu männlichen Individuen, und die reichlich gefütterten zu weiblichen sich entwickelten (Versuche Landrois u. a.).

Allein die Tatsache, dass in derselben Klasse von Insekten bei anderen Familien die Geschlechtsentwickelung durch andere Faktoren bedingt wird, gestatten nicht, der Ernährung der Keime eine universale Bedeutung als eine das Geschlecht bestimmende Ursache beizulegen. Tatsächlich haben Kontrollversuche diese Theorie widerlegt.

Aus dem Gesagten ist ersichtlich, dass sich die exakte Wissenschaft von der Lösung dieser Frage scheute; möglich, weil sie die ihr zu Gebote stehenden Daten nicht für genügend erachtete. Aber zurzeit sind sie in genügender Menge vorhanden. Bei der Erforschung der Bedingungen, durch die man das Geschlecht des sich entwickelnden Organismus bei den niederen Tieren (Insekten u. a.) in der einen oder anderen Weise beeinflussen kann, wird man zu folgenden Schlüssen genötigt:

1. Dass das Geschlecht durch die Bedingungen der Entwickelung des Keimes bestimmt wird,

2. dass bei weniger günstigen Bedingungen männliche Individuen sich entwickeln, so z. B. entwickeln sich aus den Larven der Schmetterlinge und Käfer bei weniger reichlicher Nahrung im Jugendstadium männliche Individuen (Versuche Landois); die Blattläuse (*Aphis*), die sich parthenogenetisch vermehren, bringen bei günstigen Bedingungen des Wetters weibliche Nachkommenschaft, bei Eintritt der Kälte männliche; auch bei *Artemia salina*, welche sich gleichfalls parthenogenetisch vermehren, ist das Erscheinen von männlicher Nachkommenschaft mit Veränderungen des Salzgehaltes des Wassers, in welchem sie leben, in ungünstiger Weise verknüpft; bei der *Phylloxera vastatrix* entwickeln sich aus Eiern mit großem Dottergehalt weibliche, aus dotterarmen Eiern männliche Individuen; bei den Bienen entwickeln sich die weiblichen Individuen aus den befruchteten Eiern, dagegen die männlichen aus unbefruchteten. Der letzte Umstand muss auch als ein ungünstiges Moment angesehen werden, da die Befruchtung das Ei mehr lebensfähig macht, was man daraus schließen kann, dass bei der Parthenogenesis die Befruchtung dann beobachtet wird, wenn widerstandsfähige Eier zu legen sind — Wintereier u. s. w.

Weiter wird die mathematische Analyse uns zur Schlussfolgerung führen, dass der geschlechtsbestimmende Faktor nur in der Einzahl existiert. In der Tat kommt Düsing[3]) auf Grund statistischer Daten zur Schlussfolgerung, dass das Geschlecht durch elf Faktoren bestimmt wird: dem Klima, der Jahreszeit u. s. w. jedoch sind aus elf Daten 2047 Kombinationen (mathematisch) möglich, welche in verschiedener Weise bald das eine, bald das andere Geschlecht begünstigen; es müssen in der Geschlechtssphäre 2047 Variationen

3) Düsing: „Die Faktoren, welche die Sexualität entscheiden.“ Jena 1883.

existieren; allein dem ist nicht so, und in Wirklichkeit gibt es nur zwei Variationen — ein männliches und ein weibliches Individuum ohne jegliche Übergänge. Bei den Bienen finden wir drei Variationen: Die Königin (Weibchen), die Drohne (das Männchen) und die Arbeitsbiene (nicht ausgebildete verkümmerte Weibchen). —

Die Differenzierung dieser Formen wird durch zwei Momente bedingt: 1. der geschlechtsbestimmende Faktor (ob das abgelegte Ei befruchtet wird oder nicht). 2. Die Ausreifung der angelegten Organe bis zur Norm, was von den Ernährungsbedingungen der Larven abhängig ist. Offenbar werden diese beiden Momente auch bei der embryonalen Entwickelung der Säugetiere eintreten, wobei bei den letzteren die Bedeutung des zweiten Moments dadurch verringert wird, dass die Entwickelung des Keimes innerhalb des Organismus der Mutter den Einfluss der äußeren veränderlichen Bedingungen auf den Keim ausschließt. — Indessen schließt die Existenz eines das Geschlecht bestimmenden Faktors nicht die Möglichkeit der Beobachtung mehrerer, z. B. elf, Momente aus, welche die Entwickelung des einen oder anderen Geschlechts begünstigen. Es ist offenbar, dass sie nicht als geschlechtsbestimmende Faktoren behandelt werden können, sondern sie erscheinen als Bedingungen, welche die Wirkung einzig Ursache begünstigen, die hier die Rolle einer verborgenen Druckfeder spielt. Bei der Feststellung des geschlechtsbestimmenden Faktoren, welcher im Maximalstadium die Entwickelung des weiblichen Individuums bedingt, im Maximalstadium dagegen das männliche, muss man ganz zuerst sich dem Faktoren zuwenden, welcher der notwendigste im Leben der Organismen ist. Ein solcher ist der Sauerstoff. In der Tat, je höher ein Organismus in seiner Entwickelung steht, um so entschiedener reagiert er auf den Mangel an Sauerstoff: das Insekt kann unter der Glocke einer Luftpumpe einige Stunden leben, ein Kaltblütger stirbt bei Entziehung von Sauerstoff in wenigen Minuten, ein Warmblütger in einigen Sekunden; dagegen führt die Entziehung — z. B. des Lichtes, der Wärme, der Nahrung, des Trinkens u. s. w. bedeutend langsamer zum Tode. Analysiert man die Prozesse, die im Organismus sich abspielen, so muss man vom Standpunkte des Liebig's Gesetzes des Minimums konstatieren, dass einen der Faktoren, welcher sich im Minimum bei der Ernährung der Gewebe des tierischen Körpers befindet, auch der Sauerstoff darstellt, da von allen Stoffen, welche das Blut den Geweben zuführt und denselben abgegeben werden können, nur der Sauerstoff vollkommen verbraucht wird; darauf weist der Umstand hin, dass die von den Geweben zurückfließende Lymphe alle Stoffe, die sich im Blutplasma findet, enthält — mit Ausnahme des Sauerstoffes; hiervon zeugt der Vergleich des Druckes des Sauerstoffes in den Kapillaren,

welcher einer 22 mm-Quecksilbersäule gleich ist, dagegen in den Geweben gleich Null ist. Endlich ist durch die Versuche von Löbe unmittelbar die Bedeutung des Sauerstoffs bei der Entwickelung des Eies bewiesen. Löbe brachte befruchtete und unbefruchtete Eier des Seeigels in eine $^1/_{2000}$-Lösung von Zyankalium; die Eier gingen hier nicht unter; dagegen stockte die Entwickelung des befruchteten Eies vollkommen; nach Übertragung der Eier in normale Bedingungen und nach Befruchtung des unbefruchteten erwies sich, dass die Entwickelung des in genannter Lösung gewesenen Eies langsam fortschritt und mit dem Stadium der Blastula endete, die Entwickelung des später befruchteten Eies ging schnell vor sich und endete mit dem Stadium des Blutens. Bekanntlich glaubt Löbe, dass die Entwickelung des unbefruchteten Eies durch Mangel an Sauerstoff zurückgehalten wird, weil er zur Synthese der Nukleine nötig ist und legt dem Spermatozoide nur eine chemische Rolle in der Befruchtung bei — die Rolle des Katalisators, die Rolle des Vermittlers des Sauerstoffs, welcher die Synthese der Nukleine ermöglicht. Diesen Schlussfolgerungen Löbe's widersprechen nicht die Versuche Delage's, welcher meint, dass die Entwickelung durch eine abwechselnde Gerinnung und Verflüssigung des Protoplasmas bedingt wird und die Eier von Seesternen zu einem hohen Grade der Entwickelung gebracht hatte, indem er dieselben der Reihe nach, bald in Säurelösung (welche das Protoplasma gerinnen macht), bald in Laugenlösung (welche das Protoplasma verflüssigt) legte; in den erwähnten Versuchen bildet das Ei, welches von Lauge durchdrungen ist und in die Säurelösung gebracht wird oder auch umgekehrt, ein galvanisches Element; der entstandene elektrische Strom bewirkt eine Zersetzung des Wassers mit Entwickelung von Sauerstoff, durch dessen Einwirkung man im Hinblick auf die Versuche Löbe's die Entwickelung des Eies erklären kann. Die angeführten Daten sprechen genügend für die hervorragende Bedeutung des Sauerstoffs in der Entwickelung und im Leben des Organismus. Vergleicht man die Beziehungen des männlichen und weiblichen Organismus zum Sauerstoff, so kann man leicht hier einen Unterschied konstatieren. Die Mädchen entwickeln sich, bekanntlich, schneller als die Knaben; offenbar ist der Stoffwechsel bei ihnen schneller, folglich auch der Verbrauch an Sauerstoff bei ihnen größer. Der Eintritt der Reife bei den Mädchen und Jünglingen ist mit einander entgegengesetzte Erscheinungen verknüpft. Bei den Mädchen wird die Atmung bei Eintritt der Reife weniger tief und nimmt den Typus des Rippenatmens an; der Gehalt an Hämoglobin im Blut vermindert sich und bisweilen tritt eine deutlich ausgesprochene Anämie ein; zugleich verringern sich der Verbrauch an Sauerstoff, sowie die Oxydationsprozesse im Organismus, was eine Anreicherung an Fett, die sich durch

eine Rundung der Formen u. s. w. kundgibt, nach sich zieht. Bei den Jünglingen ist der Eintritt der Reife mit einer Vergrößerung des Hämoglobingehaltes im Blute und Verstärkung der Oxydationsprozesse verbunden, wodurch die Ausscheidung von Kohlensäure beim Atmen bedeutend erhöht wird. Das Maximum der Ausscheidung findet im Alter von 17—20 Jahren statt; das Hervortreten des Hämoglobins im Blute im Vergleich mit dem weiblichen Organismus bleibt bis ins Alter. Das Band zwischen der Geschlechtsreife und den höheren Oxydationsprozessen im männlichen Organismus darf man deshalb annehmen, weil in den Geschlechtsprodukten eine bedeutende Menge Oxydase (Spermin Poehl) enthalten ist, welche die Bindung mit Sauerstoff fördert, und es ist bekannt, dass die Produkte der Drüsen teilweise vom Blut aufgesogen werden (innerliche Sekretion) und muss also im vorliegenden Falle die Oxydationsprozesse im Organismus vergrößern. Dr. London[4]) hat festgestellt, dass sowohl im Blute männlicher, als auch weiblicher Individuen ein spezifisches lösendes Agent, für Spermatozoen, herrührend von männlichen Individuen derselben Art, Spermalysin enthalten ist; dieser Umstand weist darauf hin, dass die Sermalyse ein physiologischer Akt des männlichen und weiblichen Organismus ist. Der Endzweck hiervon ist, dass mit den gelösten Spermatozoen die Oxydase ins Blut übertragen wird. Die Konstatierung dieser Tatsache bestätigt die Ansicht Löbe's, dass die Befruchtung ein chemischer Prozess ist, in welchem die Hauptrolle der Spermatozoen darin besteht, Oxydase in das Ei hineinzutragen, welche die Synthese der Nukleine fördert.

Aus dem Gesagten ist ersichtlich, dass genügend Gründe vorliegen, dem Sauerstoff die Bedeutung eines die Geschlechter differenzierenden Faktoren beizulegen. Die dabei vorgehenden Erscheinungen stellen sich in folgender Weise dar: Bis zu einem gewissen Entwickelungsgrade bleibt der Embryo ungeschlechtig, wobei er indifferente Geschlechtsdrüsen besitzt; aber in einem weiteren Stadium des Embryolebens vollzieht sich die Differenzierung der Geschlechtsdrüsen. Hierbei hat der Überfluss an Sauerstoff (wie eines sich im Minimum findenden Faktoren) eine energische Zellteilung in den Geschlechtsdrüsen zur Folge, wodurch die Legung primärer Eier, d. h. die Entwickelung des embryonalen Eierstockes des weiblichen Individuums bedingt wird (z. B. beim Menschen hat derselbe 70000 Eier). Bei dem bekannten Minimum an Sauerstoff kann eine solche energische Teilung nicht stattfinden, die Entwickelung nimmt einen anderen Weg und aus einer indifferenten Geschlechtsdrüse

4) London: Zur Lehre von den Spermalysinen. 2 Aufsätze im Arch. des Sciences biologiques (publiées par l'Institut imperial de Medecin. experiment. St.-Petersborg), Bd. IX.

bildet sich ein Organ, das fähig ist, den Mangel an Sauerstoff durch innerliche Sekretion zu ersetzen. Aber nach dem Gesetze der übermäßigen Regeneration (Weigert) entwickelt sich ein Organ mit überflüssiger Funktion, welches sich später (in der Periode der Geschlechtsreife) in einen Herd verstärkter Zellteilung verwandelt, wobei die gebildeten Zellen eine genitale Rolle übernehmen.

Die verstärkten vegetativen Prozesse in den Geschlechtsdrüsen sind auf irgendeine Weise mit einem verstärkten Wachstume des ganzen Organismus verknüpft; aus diesem Grunde zeigt der weibliche Organismus die größte Energie innerhab der Leibesmutter und in der ersten Periode nach Verlassen derselben (bis zur Erlangung der Volljährigkeit), während der männliche Organismus in der Periode der Geschlechtsreife energischer wächst. Die angeführten theoretischen Data, welche auf die dem Sauerstoffe zukommende Rolle eines das Geschlecht differenzierenden Faktoren hinweisen, bedürfen natürlich der experimentalen Bestätigung.

Die entsprechenden Versuche wurden von mir angestellt an Laboratoriumstieren. Ihre Aufgabe bestand: 1. im Beweise durch unmittelbare Versuche, dass bei Veränderung der Oxydationsprozesse (Sauerstoffnährung) in der Periode der Schwangerschaft eine Veränderung in den Beziehungen zwischen den Geschlechtern; 2. in der Beobachtung der Tatsachen, welche für eine Beziehung zwischen der Versorgung der Gebärmutter mit Sauerstoff und dem Geschlecht sowie der Zahl der Jungen (Fruchtzahl). Da die Schaffung von Mangel in jedem Gebiete leichter erreichbar als die des Überflusses, so ist erklärlich, dass bei Anordnung der Versuche die Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die Verringerung der Sauerstoffernährung des Organismus beim schwangeren Tiere gerichtet wurde, welche sich in einem entschiedenen Vorherrschen der männlichen Individuen in der Nachkommenschaft äußern musste. Als Mittel hierzu wurden gewählt: 1. Erschwerung des Atmens durch die Nase und 2. Einführung von bedeutenden Quantitäten Alkohol in den Organismus. Das erste Verfahren erwies sich, wegen Fehlen jedes Kriteriums zur Beurteilung über den Grad der Erschwerung des Atmens und der Unmöglichkeit, die Erschwerung zu regulieren, als wenig demonstrativ. So wurde im ersten Versuche drei weiblichen Kaninchen, kurz nach ihrer Befruchtung je eine Nasenöffnung mit Paraffin übergossen; bei ihnen allen wurde die Schwangerschaft unterbrochen, wobei zwei von ihnen die Nasenöffnung vom Verschluss befreiten und im nächsten Monate schwanger wurden; eines von den Kaninchen, bei welchem der Nasenverschluss besonders vollkommen und dauerhaft war, blieb 6 Monate unfruchtbar, gab aber später, in dem Maße, als die Nasenöffnung freier wurde, eine Nachkommenschaft, wobei der erste Wurf dieser Periode aus drei männlichen, aber

der nächste, welcher schon eine Rückkehr des Organismus zur Norm bedeutete, aus zwei männlichen und zwei weiblichen Jungen bestand. Andere Versuche mit Nasenverschluss, ebenso auch Beobachtungsfälle, in denen die Erschwerung der Atmung ohne Zutun des Experimentators stattfand, gaben analoge Resultate: in einigen Fällen wurde die Schwangerschaft unterbrochen, in andern endete diese mit Abort Totgeborener, welche gewöhnlich von der Mutter verspeist wurden; in weiteren, dritten Fällen, in denen der Verschluss sich als schwach erwies oder das Tier sich von ihm befreite, oder durch den Mund zu atmen sich gewöhnte, resultierte eine Nachkommenschaft mit mehr oder weniger Vorherrschen von männlichen Jungen. Von den zufälligen Beobachtungen ist erwähnenswert ein Meerschweinchen mit anormaler Atmung, welche sich in Verzögerung (80 anstatt 110—120 in der Minute) äußerte und die als Folge eines chronischen Prozesses der verengerten Luftgänge in den Sphären der Atmungswege erscheinen konnte. Die zwei ersten Würfe bestanden ausschließlich aus männlichen Individuen (3 und 5 Stück); nachher, nach Rückkehr der Atmung zur Norm, gab es Nachkommenschaft mit einem normalen Verhältnis der Geschlechter (2 männliche und 2 weibliche). Dass die Verminderung der Nasenatmung von einer starken Verminderung der Oxydationsfähigkeit des Blutes begleitet wird, ist durch die Versuche Belogolowy's bewiesen[5]).

Die Versuche mit Einführung von Alkohol bestanden aus subkutanen Einspritzungen von 20% Alkohollösung: Hierbei erwies sich, dass einmalige Einspritzung in 24 Stunden sogar großer Mengen Alkohol (5—6 ccm auf das Kaninchen) auf den Verlauf der Schwangerschaft keinen Einfluss ausübte. Die zweimalige Einspritzung von 2,0 dieser Lösung einem Kaninchen rief ein entschiedenes Vorherrschen der männlichen Individuen in der Nachkommenschaft hervor (4—6 männliche und 1 weibliches Junge in 4 Versuchen). Hierbei wurde festgestellt, dass man die Periode der Beeinflussung auf das Geschlecht des Keimes beim Kaninchen auf den 6.—16. Tag der Schwangerschaft beschränken kann, wobei man mit einem gewissen Teil von Wahrscheinlichkeit annehmen konnte, dass der kritische Moment der Geschlechtsdifferenzierung am 14.—15. Tage der Schwangerschaft ist, folglich die Beeinflussungsperiode sich auf die Tage beschränken könnte. Dass in den Versuchen mit Einspritzungen von Spiritus ins Blut tatsächlich eine Verringerung der Oxydationsfähigkeit des Blutes vor sich ging, wurde durch die etwas modifizierte Blutreaktion Van-Deen's konstatiert.

5) Belogolowy, N. W. Zur Frage über den Einfluss der erschwerten Nasenatmung auf die Morphologie des Blutes und die Oxydationsprozesse. Dissert. St. Petersburg 1903 (russisch).

Unter den Beobachtungen, welche für eine Beziehung der verminderten Sauerstoffzufuhr an die Frucht und dem Vorherrschen der männlichen Individuen in der Frucht sprechen, muss man die Fälle der sehr frühen (bei der ersten Regel) Schwangerschaft erwähnen, wobei ein entschiedenes Vorherrschen der männlichen Individuen in der Frucht beobachtet wird (8 Beobachtungen mit 16 männlichen und 2 weiblichen Jungen). Das lässt sich damit erklären, dass im Organismus mit nicht beendetem Wachstum der Sauerstoff während der Schwangerschaft nicht nur zum Wachstum der Frucht, sondern auch zum Wachstum des Organismus selbst Verwendung findet, wodurch die Frucht mit dem Minimum von Sauerstoff versorgt wird und ein männliches Individuum sich entwickelt. Diesen Beobachtungen entsprechen die Daten bezüglich des Menschen; so ist festgestellt, dass bei den Völkern mit früher Verheiratung der Mädchen (Tartaren-Nagaien, Australier nach Schröder), die männliche Nachkommenschaft überwiegt und ein Mangel an Frauen beobachtet wird. Durch die Arbeit von Orschansky[6]) wird eine Beziehung zwischen dem vorherrschenden Geschlecht in der Nachkommenschaft und dem Geschlechte des Erstlings konstatiert. Ferner gelang es, einige Beobachtungen zu machen, welche dafür sprechen, dass bei verstärkter Zufuhr von Blut an die Geschlechtsorgane: 1. die Zahl der Jungen sich vergrößert, 2. die weiblichen Jungen in der Nachkommenschaft vorherrschen. So wurde in einem Falle einem Meerschweinchen subkutane Injektionen (mit einem nebensächlichen Zwecke) aus einer Lösung von Koffein und Bertholletsalz bestehend, gemacht (nach einem Rezept: Kalichloric. 0,5 Coffeini natrosalicylici 1,0, Aq. destillat. 100,0, mfsol. DG. zu 0,5—2,0 Cab. Cent. 2mal täglich subkutan für ein Meerschweinchen), wobei mit denselben sogleich nach ihrer Befruchtung angefangen wurde. Das Meerschweinchen brachte einen seiner Zahl nach ganz ungewöhnlichen Wurf (6 Stück), wie er während der ganzen Zeit dieser Versuche nur diesesmal beobachtet wurde und in der Literatur unbekannt war. Der Grund zu diesem außerordentlichen Falle ist wohl darin zu suchen, dass beide genannte Substanzen (in der Lösung) einen Blutzufluss zu den Nieren, also auch zu allen Organen der Beckenhöhlung, unter diesen auch zu den Geschlechtsorganen bedingen und eine Entwickelung aller in den Körnern der Gebärmutter sich befindenden Eier hervorriefen, während für gewöhnlich ein oder einige Eier infolge ungenügender Blutzufuhr, wie weiter unten gezeigt werden wird, unentwickelt bleiben. In einem Falle ging ein zum ersten Male schwangeres Schweinchen infolge Urämie auf chronischer Nephritisgrundlage ein; bei der Obduktion wurde

6) G. Orschansky, Die Vererbung und die Gesetze über die Entstehung der Geschlechter. St. Petersborg 1891 (russisch).

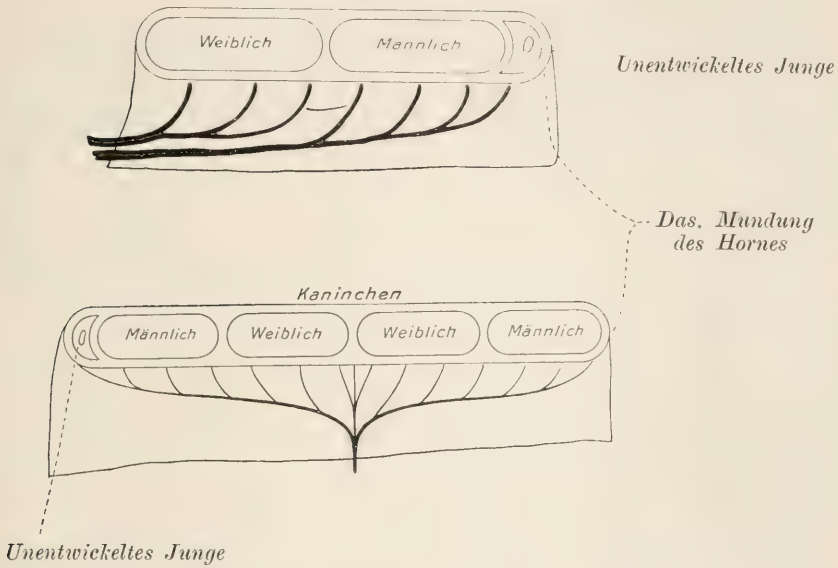
außerdem eine Hypertrophie des linken Herzens (gewöhnlich bei chronischer Nephritis) und Schwangerschaft mit drei Jungen weiblichen Geschlechts konstatiert. Die Schwangerschaft in dieser Art ist ein ausnahmsweiser Fall in diesem Lebensalter; in der Tat, eine Zwillingsschwester dieses Schweinchens brachte an ihrem Todestage ein Junge; ihre Mutter, die erst in spätem Lebensalter schwanger wurde, brachte ein weibliches und ein männliches Junge. Im Hinblick auf das Gesagte darf man im vorliegenden Falle von einer Abhängigkeit der Zahl und des Geschlechts der Frucht von der Hypertrophie des Herzens sprechen, wodurch der Blutdruck im Aortensystem erhöht und die Zufuhr an Blut und Sauerstoff in die Sphäre der Eierstöcke und der Gebärmutter verstärkt wurde. Andererseits ist ersichtlich, dass die Zahl der Jungen den Tod der Mutter bedingte; die kranken Nieren konnten mit der ihnen zugewiesenen Aufgabe — Hinausbeförderung von vier Organismen — nicht fertig werden und es trat vor der Geburt eine Urämie mit tödlichem Ausgange ein. — Die Abhängigkeit des Geschlechts der Frucht von der Zufuhr von Blut kann bei der Obduktion trächtiger Vielzählig Gebärender verfolgt werden.

Die Berieselung des Mutterhornes mit Blut kann man sich in folgender Weise schematisch vorstellen: Die von Art. sperm. extern. ausgehende Art. uterina geht bis zur Wand des Hornes von der Seite Lig. lata in der Mitte und teilt sich in zwei Arme, welche zum Gipfel und zur Mündung des Hornes gehen. Der erste Arm anastomosiert mit seinem Ende mit Ram. uteri art. spermat. intern., der zweite anastomosiert mit Art. utero-vesicalis (einem Zweige der Beckenarterie). Ein verschiedener Grad in der Entwickelung der einen oder der anderen Arterie wird bei verschiedenen Tieren eine Verschiedenheit in der Anordnung der Frucht zur Folge haben. Beim Kaninchen dominiert die Art. uterina, aber die anderen Verzweigungen sind so schwach, dass sie ohne Präparation[7]) nicht unterschieden werden können, der mittlere Teil des Horns wird am meisten von Blut berieselt, welches (im Vergleich mit anderen Teilen) unter großem Drucke zufließt. Durch Obduktion der tragenden Kaninchen kann nachgewiesen werden, dass in diesem Teile des Horns 1—2 weibliche Junge liegen; hinter ihnen, in der Richtung zum Gipfel und zur Mündung des Horns liegen die männlichen Jungen, im Gipfel des Horns (häufiger des rechten als mehr fruchttragend) kann sich die unentwickelte Frucht finden. Beim Meerschweinchen gehen, je nach der Lage der Venenverzweigung, die Art. uterina und Ramus uteri art. spermat.

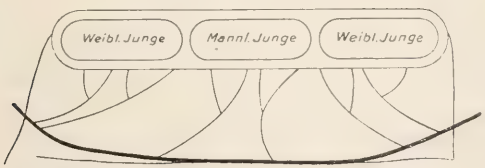
7) An dem Leichname kann man ohne Benutzung der Injektionsmasse für Gemäße über den Gang der Arterien nach dem Gang der gleichnamigen Venen urteilen, die von Blut erfüllt bleiben und daher bemerkt werden.

interna parallel das Horn entlang, alsdann kehren sie sich ihm zu und anastomosieren miteinander, bevor sie die Mitte des Horns erreichen; auf diese Art erhält der Gipfel des Horns das Blut von der starken Ramus uteri und von einer starken Verzweigung der Art. uterina; es ist also der am meisten von Blut berieselte Teil und hier befindet sich gewöhnlich die weibliche Frucht. Bei der weißen Maus wird die Mitte des Horns weniger mit Blut versorgt

Schema der Verteilung der Venenverzweigung und der Frucht im Horne der Gebärmutter eines Meerschweinchens.



Weiße Maus.



und sie ist für gewöhnlich der typische Sitz für das männliche Junge, während das weibliche näher zum Gipfel und zur Mündung des Horns sich findet. Das Schema über die Lage der Frucht beim Kaninchen, beim Meerschweinchen und bei w. Maus wird in der beiliegenden Zeichnung dargestellt.

Wie oben hingewiesen, ist der Sauerstoff ein Faktor, der im Blute sich im Minimum befindet; daher muss man in genannten Fällen von der Abhängigkeit des Geschlechts der Frucht von der Sauerstoffzufuhr und nicht von der allgemeinen Ernährung sprechen.

Außerdem wird die letztere und die Größe der Frucht durch den Druck der umliegenden Teile bestimmt. Die Frucht in der Mündung des Horns wird weniger gedrückt und hat gewöhnlich einen größeren Umfang als die Frucht, die näher zum Gipfel gelegen ist und einen größeren Druck der Bauchorgane auszuhalten hat.

Es wäre vollkommen natürlich, wenn die Frage aufgeworfen würde, ob die Resultate der beschriebenen Versuche und die Beobachtungen nicht zufällige sind? Wenn man unter dem Worte „Zufälligkeit" einen mathematischen Ausdruck versteht und nicht eine gewöhnliche, dem Leben entnommene Vorstellung des Wortes, dann kann diese Frage nicht Platz finden, da nach der Ansicht von Poisson u. a. Statistiker man ein Resultat als sicher ansehen kann, wenn die Wahrscheinlichkeit des Zufalls durch einen Bruch $^1/_{200}$—$^1/_{1000}$ ausgedrückt wird. Die Wahrscheinlichkeit der Beobachtung der beschriebenen Resultate in bezug auf die Zufälligkeit wird durch einen Bruch ausgedrückt, dessen Nenner größer als eine Million ist, d. h. von einer Zufälligkeit der Resultate zu sprechen, ist kaum möglich.

In bezug auf Vögel wurde folgende Beobachtung gemacht. Beim Ausbrüten der Küchlein im Thermostaten erwies sich, dass die Partie Eier, welche sich in der Nähe der Ventilationsöffnung befand, in überwiegender Menge weibliche Keime gaben, während jene Partie Eier, die höher — auf dem oberen Regal — lagen, im Durchschnitt gleiche Verhältnisse in den Geschlechtern gab. Es ist erklärlich, dass die Luft in der Nähe der Ventilationsöffnung kühler ist und den Gaseintausch im Ei in mehr vollkommener Weise ermöglicht.

Die vorliegende Mitteilung ist eine übersichtliche (referierende) Darstellung anderer mehr detaillierter Mitteilungen[8]).

8) N. Kowalewsky, Das Problem der Geschlechter auf Grund von Versuchen willkürlicher Beeinflussung auf das Geschlecht des Keimes der Säugetiere (russisch). Compt. rendus. des travaux speciaux de l'institut Veterinaire á Kharkoff. T. 9, Lev. 2, 1908.

Ders. Willkürliche Beeinflussung auf das Geschlecht der Säugetiere. 2. Mitteilung (russisch). Arch. f. Veterin. Wissensch., Bd. 12, 1909 (russisch).

Ders. Das Geschlecht der Küchlein (russisch). Geflügelzuchtwirtschaft Nr. 5, 1911 (russisch).

Ders. Rezension der Arbeiten von S. Kuschakewitsch. Die Geschichte der Entwickelung der Geschlechtsdrüsen bei *Rana esculenta* (russisch). Messager de Medec. Veterinaire sociale (russisch), Nr. 3, 1911.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27. Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. 1. Oktober 1911. № 19.

Inhalt: **Buytendijk**, Über die Farbe der Tarbutten nach Exstirpation der Augen. — **Reichensperger**, Beobachtungen an Ameisen. — **Capparelli**, Die Hygromipisie, die Immunitätsreaktion und Serodiagnostik. — **Pincussohn**, Über fermentative Eigenschaften des Blutes und der Gewebe. — Abderhalden, Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden.

Über die Farbe der Tarbutten nach Exstirpation der Augen.

Von F. J. J. Buytendijk (Utrecht).

Pouchet[1]) hat im Jahre 1876 festgestellt, dass die Tarbutten nach Entfernung ihrer Augen keine Änderung ihrer Farbe mehr zeigen, sondern eine mittlere Färbung annehmen, welche auf jedem Boden unverändert bleibt. Diese Beobachtungen veranlassten mich zu folgender Untersuchung, welche im Frühjahr und Sommer 1910 im Aquarium der „Konink. Zoöl. Gen. Natura Artis Magistra“ in Amsterdam ausgeführt wurde.

Wenn man nach den Vorgang von Pouchet ohne weitere Fürsorge ein Auge von einer Tarbutte (gewöhnlich wurden Exemplare von 25—40 cm Länge benutzt) entfernt, so färbt das Tier sich durch die Aufregung bedeutend dunkler. Nach einiger Zeit beruhigt sich das Tier und ist völlig imstande, sich der wechselnden Farbe des Bodens, worauf er sich befindet, anzupassen. Schneidet man jetzt auch das andere Auge in gleicher Weise ab, so konnte ich auch sehen, dass die Tiere mäßig dunkel pigmentiert bleiben, auch während einiger Monate, wo ich die Tarbutten im Aquarium am Leben erhalten habe. Ich konnte keinen Farbenwechsel beobachten,

1) Pouchet. Journal de l'Anat. et de la Physiol., 1876.

aber einzelne Exemplare wurden allmählich etwas dunkler oder heller und wiesen dann untereinander bisweilen einen mäßig starken Unterschied auf.

Wenn man aber in anderer Weise operiert, so bekommt man ein ganz verschiedenes Resultat. Eine Tarbutte wurde einige Stunden lang in eine flache Schale gelegt. Jetzt wurde ein Auge abgetragen und vom anderen Auge soviel durchschnitten, dass der Bulbus oculi nur noch mit dem Nervus opticus im Zusammenhang blieb. Das Tier wurde jetzt auf hellen oder dunklen Sandboden gelegt, und wenn es die Farbe des Bodens angenommen hatte, was in wenigen Stunden erreicht war, so wurde unter Wasser mit einem Scherenschnitt der noch intakte Nervus opticus durchschnitten. Das Tier zuckte einen Augenblick zusammen, machte höchstens einige Schwimmbewegungen, blieb dann aber ruhig liegen, ohne eine Farbenänderung aufzuweisen. Den nächsten Tag wurden die Versuchstiere ins große Bassin des Aquariums gebracht. Man konnte jetzt beobachten, dass die Tarbutten während mehrerer Wochen und Monate die Farbe beibehielten, welche sie vor der Abtragung des letzten Auges angenommen hatten.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 1 stellt eine Tarbutte dar, die ich in einer dunklen Schale photographiert habe, die aber auf hellem Hintergrund operiert wurde und, wie man sieht, eine helle Farbe beibehielt. In Fig. 2 ist eine Tarbutte abgebildet, deren Augen auf dunklem Hintergrund in obengenannter Weise abgetragen sind. Die in Fig. 1 und 2 abgebildeten Tiere sind 3 Wochen nach der Entfernung der Augen photographiert worden. Das Bassin, worin die Tiere sich während dieser Zeit befanden, enthielt helle und dunkle Bodenpartien. Waren die Tiere

längere Zeit blind, so zeigten sie einen Stich ins Gelbe, was aber bei der einen Tarbutte stärker ausgeprägt war als bei einer anderen.

Vor einiger Zeit hat Bauer[2]) mitgeteilt, dass er ähnliche Versuche wie die hier beschriebenen ungefähr in derselben Zeit (vielleicht etwas früher schon), und unabhängig von mir, mit Seezungen und Schollen in Neapel angestellt hat. Statt Abtragung der Augen hat er das Gesichtsfeld der Tiere verdunkelt durch Maskierung der Augen, oder indem er die Fische ganz ins Dunkle stellte. Die Resultate seiner Untersuchungen sind ungefähr dieselben wie die meinigen. Nur hat er auch eine Abhängigkeit gefunden zwischen der Zeit, in welcher die Tiere vor der Maskierung der Augen eine gewisse Farbe hatten, und der Zeit, während der sich diese Farbe nach der Maskierung nicht änderte. Ich habe bei den Tarbutten nicht besondere Versuche in dieser Richtung hin angestellt, aber ich ließ die Tiere nur so lange (einige Stunden) auf einem gewissen Untergrund, bis sie sich in der Farbe so vollständig wie möglich angepasst hatten. Dann wurde aber sofort der Nervus opticus durchschnitten. Dennoch blieben die Tiere, wie ich schon auseinandersetzte, wochen- und monatelang ungeändert in der Farbe, welche sie zuerst angenommen hatte. Es ist also sehr wahrscheinlich, dass meine Nordseetarbutten noch stärker wie die von Bauer in Neapel gebrauchten Seezungen und Schollen die Farbe beibehalten, welche zuletzt vor der Erblindung bestanden hat. Meine Versuchstiere waren einem Bassin entnommen, das dunkle und helle Partien enthielt und vermochten sich sehr rasch an einem veränderten Untergrund anzupassen. Wie verschieden übrigens differente Fischarten auf Exstirpation der Augen reagieren, tritt aus der Arbeit von v. Frisch[3]) nochmals deutlich hervor. Dieser Untersucher fand u. a. bei Forellen, dass die Fähigkeit, ihre Farbe zu ändern, auch noch auftritt, wenn die Augen exstirpiert waren.

Dass die Farbe der Tarbutten auch noch durch andere Momente bedingt wird außer der Änderung der Bodenfarbe, scheint nach der Arbeit von v. Rijnberk[4]) der Fall zu sein, welcher fand, dass die Pigmentierung der Haut von Flachfischen auch durch die glatte oder rauhe Beschaffenheit des Bodens bedingt wird.

Wie auch die mechanistische Deutung von der von Bauer und mir konstatierten Erscheinung sein mag, biologisch scheint mir diese Tatsache folgendermaßen zu deuten zu sein. Die allgemeine Verdunkelung des Gesichtsfeldes (nachts behalten die Flachfische im Aquarium auch dieselbe Farbe, welche sie am Tage hatten, bei) gibt bei den untersuchten Fischen keine Änderung des Chromatophorenzustandes, während die partielle Änderung des Gesichtsfeldes

2) Bauer. Centralbl. f. Physiol., Bd. XXIV, Nr. 16.
3) v. Frisch. Pflüg. Arch. 1911, Bd. 138, 319—388.
4) v. Rijnberk. Centralbl. f. Physiol., Bd. XXIV, 1911, S. 1161—1162.

einen Reiz darstellt, worauf reflektorisch der Chromatophorentonus geändert wird. Es scheint, als ob eine Motorezeption bei den Fischen stattfinden muss, um eine Farbenänderung herbeizuführen.

Beobachtungen an Ameisen.

Von A. Reichensperger in Bonn.

1. *Formica sanguinea.*

Im Jahre 1895 gab Wasmann[1]) in dieser Zeitschrift eine Übersicht über die von ihm gefundenen, bereits früher von Forel, Adlerz u. a. beschriebenen Zwischenformen zwischen Weibchen und Arbeiterinnen bei mehreren *Formica*-Arten.

Er nannte eine dieser Zwischenformen Pseudogynen und wies auf den gesetzmäßigen Zusammenhang derselben mit der Zucht und Pflege des echten Ameisengastes *Lomechusa strumosa*, bezw. der verschiedenen *Atemeles*-Arten durch unsere *Formica*-Arten hin. Damals stellte er zuerst die *Lomechusa*-Hemmungstheorie auf, die er in der Folge weiter ausbaute und 1902 und 1909[2]) als zu recht bestehend beweisen konnte. Zu gleichen Resultaten wie Wasmann kam durch Experimente in künstlichen Ameisennestern Viehmeyer[3]) 1902—1904.

Da außer den genannten Berichten nur wenige fernere Beobachtungen an Pseudogynenkolonien vorliegen, möchte ich hier kurz meine mehrjährigen Befunde an einer stark *Lomechusa*-haltigen Kolonie von *Formica sanguinea* mitteilen. Dieselben mögen zur Bestätigung und Ergänzung der früher gewonnenen Resultate dienen. Die Kolonie besaß als Sklavenart, wie zumeist hier im Rheinland, *Formica fusca* in ziemlicher Anzahl.

Lomechusa strumosa ist in der näheren und weiteren Umgebung von Bonn nicht allzu häufig bei *Formica sanguinea* anzutreffen. Selten auch fand ich in einer Kolonie mehr wie 4 - 5 Exemplare des Käfers. — Ende Mai 1906 kam ich zu einer kleinen *sanguinea*-Kolonie bei Oberwinter. Dieselbe lag sehr günstig am Rande einer niedrigen insektenreichen Schonung und bestand aus geringen Mengen von Baumaterial, das um einen alten Baumstumpf angehäuft war; — damals machte mir das ganze Nest den Eindruck, als ob es in guter Entwickelung begriffen sei. Beim Öffnen, das vorsichtig von der Seite her und nicht ohne kräftigen Widerstand der Bewohner geschah, fanden sich nach und nach fast 40 *Lomechusa*-Männchen

1) Wasmann: Ergatogyne Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung.

2) Wasmann: Neue Bestätigungen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1902. — Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg III (Arch. trim. de l'Inst. Grand-Duc.), T. IV, 3 u. 4, 1909.

3) Viehmeyer: Experimente zu Wasmann's Pseudog. Theorie. Allg. Z. f. Ent. 1904, und *Lomechusa* und die Pseudog. Dass. 1902.

und Weibchen vor. Daraufhin störte ich das Nest nicht weiter und ließ die größte Anzahl der Käfer dort. Zu Beginn des Septembers gleichen Jahres war keine bedeutende Änderung eingetreten; ich zählte bereits bei oberflächlichem Öffnen 11 teils ganz frisch entwickelte Lomechusen, bemerkte aber ebensowenig Pseudogynen wie bei meinem ersten Besuche. — Ende Mai 1907 zeigten sich einige *Lomechusa* (Wetter ungünstig; vielleicht mehr im Nestinnern); zugleich gelang es mir aber auch, einige Pseudogynen zu finden, die zumeist frisch entwickelt schienen; neben letzteren traf ich auch eben ausgeschlüpfte vollkommen normale Arbeiterinnen. Bei einem Besuch im Juli konnte ich feststellen, dass in der fraglichen Kolonie zwar wieder frische Arbeiter und zwei Pseudogynen, aber kein einziges Geschlechtstier vorhanden war, während in und auf den andern *sanguinea*-Kolonien zu gleicher Zeit Männchen und Weibchen in großer Zahl umherliefen und sich zum Hochzeitsflug anschickten.

Es deckt sich diese Beobachtung mit derjenigen Wasmann's, der niemals frischentwickelte Weibchen mit frischentwickelten Pseudogynen zusammen fand. Op. cit. 1895, S. 635 und 1909, S. 46 und 51.

Im Juni 1908 hatte die Zahl der Pseudogynen sehr zugenommen; ich schätzte auf etwa 7%; Ende Mai 1909 war die Lage wenig verändert; vielleicht bis etwa 12% Pseudogynen vorhanden und wieder zahlreiche Lomechusen; den steigenden Prozentsatz der Pseudogynen konnte ich weniger einer merkbaren Vermehrung dieser, als vielmehr einer anscheinenden Verminderung der normalen Arbeiter zuschreiben. Die Zahl der vorhandenen Eier und Larven war auffallend gering. — Erst etwa 1 Jahr später kam ich zu einem erneuten Besuch in Oberwinter. Die *sanguinea*-Kolonie war spurlos verschwunden, der Baumstumpf wurde von *Camponotus* bevölkert; sei es, dass letztere die geschwächte Kolonie vertrieben oder vernichtet haben, sei es, dass sie in sich zugrunde ging. Auf Seite 3 des III. Teiles seiner Arbeit über die Ameisen von Luxemburg erwähnt übrigens Wasmann[4]) einen Fall, in dem *Camponotus* eine *Formica truncicola*-Kolonie zur Auswanderung zwang. In der engern und weitern Nachbarschaft konnte ich keine *sanguinea*-Kolonie auffinden, auf die seither *Lomechusa* hätte einwirken können.

Was das Äußere des beobachteten Nestes anlangte, so hatte es sich im Laufe der Jahre sehr wenig verändert; ein äußeres Wachstum desselben fand nicht statt. — Die Pseudogynen waren merkwürdigerweise ausnahmslos einer Form zugehörig, und zwar hielten sie etwa die Grenze zwischen den von Wasmann in

4) Wasmann: Zur Kenntnis der Ameisen etc. III aus Arch. trim. de l'Institut Roy. Gr. Duc. 1909, Luxemburg.

„Ameisen von Luxemburg III“ beschriebenen Mikro- und Mesopseudogynen. Ihre Länge betrug 4,9—5,2 mm; auch die Färbung des Thorax schwankte zwischen blass-braunrot und der roten Farbe der mittleren normalen Arbeiterinnen. Ihr furchtsames Wesen — sie suchten stets umgehend das Nestinnere zu erreichen — zeigte große Übereinstimmung mit dem der geflügelten Weibchen in normalen Kolonien und entsprach den von Forel, Wasmann u. a. m. gegebenen Schilderungen; am Nestbau oder bei der Brutpflege tätig sah ich niemals eine Pseudogyne.

Die angegebenen Zahlen der Pseudogynen und Lomechusen können natürlich nur ein annäherndes Bild geben; wahrscheinlich dürften beide zahlreicher gewesen sein, da ich zwecks späterer Beobachtung keine tiefgehende Störung der Kolonie verursachen wollte. Zu einer Zersplitterung der Kolonie und Zweigkoloniegründung, die nach Wasmann unter dem Einfluss von *Lomechusa* häufig zustande kommt, kam es hier nicht; der Grund ist in der Schwäche der Kolonie zu suchen, die in ihrer besten Zeit höchstens wenige Hunderte normaler *sanguinea*- und *fusca*-Arbeiterinnen enthalten haben mag. Von letzteren fand ich bei den spätesten Besuchen keine einzige mehr vor. Es liegt nahe, dass die *sanguinea* infolge der *Lomechusa*-Pflege keine Raubzüge zur Ergänzung der Sklaven mehr unternahmen oder dass sie etwa noch geraubte Puppen derart vernachlässigten, dass dieselben zugrunde gingen. Der alte Stamm der *fusca*-Sklaven aber war im Laufe der Jahre ausgestorben.

2. Gründung von *pratensis*-Kolonien mit Hilfe von *rufibarbis*.

Eines der interessantesten Kapitel der Ameisenbiologie ist unstreitig das der Koloniegründung durch das befruchtete Weibchen. Es sind die verschiedensten Wege bekannt geworden, auf denen eine neue Kolonie ins Leben gerufen wird. Während viele Königinnen in der Lage sind, selbständige Gründungen vorzunehmen, sind andere gezwungen, die Hilfe von Arbeiterinnen ihrer eigenen oder einer verwandten Art zu erbetteln oder zu erzwingen, um die Aufzucht der Eier zu ermöglichen. Wir bezeichnen diese Erscheinung als sozialen Parasitismus und nennen derart entstandene Kolonien natürliche Adoptionskolonien bezw. Raubkolonien.

Unter unseren *Formica*-Arten sind nun die meisten Weibchen bei der Gründung konstant abhängig von der Hilfe fremder Arbeiterinnen. Als Hilfsameisen dienen im allgemeinen die schwächeren Arten *fusca* und *rufibarbis* mit ihren Varietäten. Durch die Aufnahme der Königin einer fremden *Formica*-Art bei ebengenannten Arten entsteht eine gemischte Kolonie, in deren weiterem Entwickelungsgang Wasmann[5]) eine Reihe von Stadien unterscheidet, die er zuerst 1905 aufgestellt hatte[5]).

[5]) Ursprung und Entwickelung der Sklaverei. Biolog. Centralbl. XXV, 1905.

Das erste Stadium besteht aus der adoptierten Königin und ihren Hilfsameisen; das zweite Stadium zeigt außerdem noch Brut der Königin. Im dritten Stadium hat sich die Nachkommenschaft der Königin zu Arbeitern entwickelt; im vierten Stadium sind die Hilfsameisen ausgestorben und die Kolonie hat den gemischten Charakter verloren; sie ist zu einer einfachen geworden, die nur noch Königin und Arbeiter, bezw. Brut ein und derselben Art umfasst. Die ersten beiden Stadien sind naturgemäß von sehr kurzer Dauer, daher am wenigsten beobachtet worden; die weiteren, besonders das letzte, umfassen mehrere Jahre.

Bei *Formica rufa* und *Rufa pratensis* werden nun die befruchteten Weibchen in der Regel von Arbeiterinnen ihrer eigenen Art oder Rasse aufgenommen; sehr häufig gehören diese noch der gleichen Kolonie an, so dass nach der Aufnahme eine Zweigkolonie oder Tochternest entsteht. — Seltener bedienen sich *rufa*- und *pratensis*-Weibchen der Arten *fusca* und *rufibarbis* als Hilfsameisen, und da hierüber erst wenige Nachrichten bekannt gegeben sind, lasse ich hier meine Befunde an *Formica pratensis* in natürlichen Kolonien folgen. — Über *rufibarbis* und ihre Rassen als Hilfsameise bei den Koloniegründungen von *rufa* und *pratensis* existieren bisher überhaupt noch keine Beobachtungen in freier Natur; Wasmann[6]) berichtet allerdings über eine experimentell hervorgerufene Adoption einer *pratensis*-Königin durch *rufibarbis*-Arbeiterinnen.

In den „Ameisen von Luxemburg III" gibt Wasmann Seite 14 der Erwartung Ausdruck, dass auch bei *Formica pratensis* das bisher noch nicht entdeckte Stadium 1 einer Adoptionskolonie gefunden wurde. Ein solches konnte ich in der Tat am 3. Juni dieses Jahres bei St. Goar am Rhein feststellen. Es sind mir daselbst einige stärkere *pratensis*-Kolonien bekannt, aus denen in den Wochen vorher, wie auch an dem genannten Tage, sich kleinere und größere Mengen von Geschlechtstieren zum Hochzeitsflug erhoben. Ich beobachtete bei der Gelegenheit zwei geflügelte, offenbar schon befruchtete Weibchen, die an Grashalmen herunterkletterten, sich der Flügel zu entledigen suchten, und, nachdem ihnen das gelungen, in die lockere Erde eindrangen, die dort auf dem Fels eine etwas erhöhte Schicht bildete. Die nächste mir bekannte *pratensis*-Kolonie lag in einer Entfernung von etwa 4—500 m. — Als ich nachgrub, fand ich sehr bald die beiden Weibchen, außerdem aber stieß ich auf eine schwache Kolonie (etwa 200 Arbeiterinnen) von *Formica rufibarbis*, var. *fusco-rufibarbis* mit einer einzelnen Königin, die sich bei genauerer Besichtigung als bereits adoptiertes *pratensis*-Weibchen herausstellte! Der glatte Felsuntergrund ermöglichte ein

6) Nr. 162. Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus etc. Diese Zeitschr. 1908, S. 363—367.

restloses Durchsuchen des Nestmaterials; Brut war nicht vorhanden, die einzigen Insassen bestanden aus der *pratensis*-Königin, die offenbar in den letzten Tagen adoptiert war, da sie sich gegen die Arbeiter gar nicht misstrauisch verhielt, und aus *rufibarbis*-Arbeiterinnen: also hatte ich das typische erste Stadium vor mir.

Ins künstliche Nest versetzt wurden die beiden Weibchen, welche nachträglich eindringen wollten, trotz ihres fast nur passiven Verhaltens sehr feindlich behandelt und unterlagen im Verlauf zweier Tage den Verfolgungen. Die ursprüngliche *pratensis*-Königin wurde nach wie vor vollkommen normal behandelt, als ob es die eigene sei. — Sehr sorgfältig suchte ich nach Überresten eines früheren *rufibarbis*-Weibchens; es ließ sich jedoch nichts über dessen Verbleib feststellen. Dass es mir entkam, ist ausgeschlossen; ich kann nur annehmen, was mir auch aus dem gänzlichen Fehlen von jüngerer oder älterer Brut hervorzugehen scheint, dass die Kolonie beim Eindringen des ersten *pratensis*-Weibchens bereits längere Zeit weisellos war, und dieses daher um so leichter Aufnahme fand. — Im künstlichen Wasmann-Nest hat sich mittlerweile Stadium 2 entwickelt; etwa eine Woche nach der Einrichtung hatte das *pratensis*-Weibchen die ersten Eier abgelegt.

Aus dem Verhalten der *rufibarbis* gegen die zwei späteren *pratensis*-Weibchen zeigt sich, dass Wasmann mit der Vermutung, die Aufnahme müsse sehr allmählich erfolgen, recht hat. Er nennt nur einen Fall, in dem eine *pratensis*-Königin fast unmittelbar von weisellosen *rufibarbis* aufgenommen wurde (4, op. cit. S. 11 und 6, Nr. 162, S. 366).

Ich bin nach einigen weiteren Beobachtungen ferner der Überzeugung, dass für ein *pratensis*- oder *rufa*-Weibchen die Aussicht, in einer mit einer Königin (eigener oder fremder Art) versehenen Kolonie von *rufibarbis* Aufnahme zu finden, eine äußerst geringe ist; eher halte ich eine Adoption unter gleichen Umständen bei der weniger mutigen *fusca* für möglich. Das zeigt die Beobachtung Wasmann's[7]), nach der eine angestammte *fusca*-Königin ohne Widerstand zu leisten von einer eingedrungenen, von den *fusca*-Arbeiterinnen adoptierte *rufa*-Königin nach einigen Tagen enthauptet wurde. — Auch aus den weiteren dort angeführten Beobachtungen Wasmann's, wie aus den meinigen geht hervor, dass für die eindringenden fremden Weibchen das Ziel der Aufnahme erreicht ist, wenn es ihnen gelingt, sich den Arbeiterinnen vertraut zu machen. Die zugehörige Königin, die seltsamerweise keinen Widerstand leistet, wird dann bald von dem Eindringling beseitigt. Die Aufnahme hängt m. E. fast nur von der Stimmung der Ar-

7) Über den Ursprung des sozialen Parasitismus. Biolog. Centralbl. XXIX, 1909, S. 684.

beiterinnen ab. Dass diese bei *rufibarbis* nicht immer entgegenkommend ist, zeigen außer dem Schicksal der oben erwähnten zwei späteren *pratensis*-Weibchen u. a. folgende Funde.

Ende Juni dieses Jahres öffnete ich ein *rufibarbis*-Nest im Brohlthal, das eine *rufibarbis*-Königin besaß. Am Eingang fand ich ein ausgetrocknetes, sonst anscheinend unverletztes *pratensis*-Weibchen und die Überreste zweier weiterer im Neste selbst; Beine und Fühler fehlten fast sämtlich. 1909 hatte ich bei Oberkassel-Königswinter ähnliche Reste eines *pratensis*-Weibchens in einer starken *rufibarbis*-Kolonie gefunden. Unstreitig sind diese Weibchen, beim Versuch, Aufnahme zu finden, den *rufibarbis* unterlegen. Über eine etwaige Aufnahme bei *fusca* habe ich bisher keine Erfahrungen machen können, da in den von mir bisher besuchten *pratensis*-Gebieten *rufibarbis* sehr viel häufiger war.

3. *Plagiolepis pygmaea.*

Dass diese Art überhaupt in Deutschland vorkommt, stellte bereits Schenk 1852 fest (Beschreibung Nassauischer Ameisenarten, S. 68, „*Tapinoma pygmaea*"). Escherich[8]) bestätigte es 1906, offenbar ohne Schenk's Angaben zu kennen. Er fand nämlich einzelne Stücke bei Rufach im Elsaß, einem ausgesprochen xerothermischen Gebiete, auf den heißen Kalkfelsen herumlaufend. Ich bemerkte das, unseren schwarzen *Lasius*-Arten stark ähnelnde, aber sehr viel kleinere Tierchen im Frühjahr 1907 bei Cobern an der Mosel. Letzthin schenkte ich gelegentlich faunistischer Studien dem Vorkommen dieser ausgesprochen südlichen Art besondere Aufmerksamkeit und konnte feststellen, dass sie an den warmen Hängen des Rheintales keineswegs übermäßig selten ist. Sie kommt nach meinen bisherigen Notizen vor: Im unteren Nahetal; im Lahntal wurde sie von Schenk bei Dillenburg in Nassau gefunden (coll. Wasmann ex coll. Förster) und derselbe erwähnt sie auch (l. c. p. 69) von Weilburg. Sodann traf ich sie am Rhein linksseitig bei Bacharach, St. Goar, Boppard; rechtsseitig geht sie bis Erpel, wo ich sie am Fuße der dortigen Ley auffand. Letzteres dürfte in unserem Gebiet, wenn nicht überhaupt, der nördlichste Punkt sein, den die Art erreicht; die niederrheinische Tiefebene dürfte ihr nicht die notwendigen Lebensbedingungen bieten. — Ob sie, wie Escherich anzudeuten scheint, als Relikt einer sogenannten pontischen Fauna zu betrachten ist, oder ob sie, wie manche andere südliche Formen im Moseltal durch die burgundische Pforte oder auf anderen Wegen vom Mittelmeergebiet her vorgedrungen ist und sich je nach Gunst von Örtlichkeit und Klima weiter zu verbreiten sucht, ist mir noch fraglich. Über das sonstige Vorkommen, insbesondere in den Neben-

8) Escherich und Ludwig: Beiträge zur Kenntnis der elsäss. Ameisenfauna. Mitt. Philomath. Ges. Els.-Lothr. Straßburg 1906.

tälern des Rheins, Ahr, mittlere und obere Mosel etc. bin ich noch nicht genügend unterrichtet, wenn mir auch letztere Lösung wahrscheinlicher dünkt.

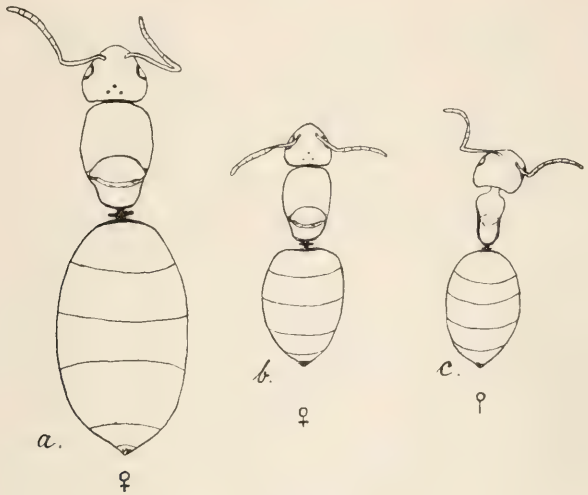
Die Nester von *Plagiolepis* sind meist recht umfangreich im Verhältnis zur Kleinheit des Tieres, und stark bevölkert, sie sind in Felsspalten und unter dürrem Moos und Flechten angelegt und besitzen in der Mehrzahl der Fälle weitreichende Gänge, die teils unterirdisch in engsten Spalten — soweit das Gelände es gestattet — teils oberirdisch angelegt sind. Vornehmlich sind sie an solchen Stellen zu finden, wo Sedum acre u. dgl. an kahlen Felsen, die nach Süden oder Südost gerichtet sind, wächst. Ganz ähnlich sind die Nestverhältnisse dieser Art im Moldautale bei Prag in Böhmen, wo Wasmann sie sehr häufig fand.

Während die Männchen von *Plagiolepis* etwa von der Größe der mittleren Arbeiterinnen sind, werden die Weibchen ein mehrfaches größer. Geflügelte Geschlechtstiere fand ich von Ende Juni an. — An zwei Stellen, nämlich bei Boppard und bei Cobern an der Mosel, traf ich nun je eine Mikrogyne von *Plagiolepis* an, auf die ich, wegen des besonderen Interesses, das derartige Formen bieten, etwas näher eingehen möchte. Bisher sind aus unserer Fauna m. W. Mikrogynen bekannt von: *Myrmica laevinodis* und *ruginodis*, *Formica fusca*, *Leptothorax acervorum* und *Formicoxenus nitidulus*.

Bei *Formica fusca* sind nach Wasmann[1]) die Makrogynen, die normalen Weibchen also, durch eine Reihe von Übergängen mit den Mikrogynen verbunden. — Bei *Leptothorax* ist an und für sich kein bedeutender Größenunterschied zwischen normalen Weibchen und Arbeitern; immerhin kommt es vor, dass die Mikrogynen nur die Größe der kleinsten Arbeiter erreichen, während bei *Formicoxenus* nach Wasmann's und neuerdings auch meinen Erfahrungen, die Mikrogynen an Größe wenigstens den größten Arbeitern gleichkommen, meist aber sie übertreffen. Bei *Myrmica* endlich sind Übergänge zwischen den Makrogynen und Mikrogynen m. W. nicht bekannt, und die Mikrogynen werden niemals größer wie die Arbeiterform, während die normalen Makrogynen doppelt so groß sind. Die Färbung der bisher erwähnten Mikrogynen erinnert einmal mehr an die der normalen Weibchen, ein andermal mehr an die der Arbeiter, oder stimmt gar mit letzterer überein.

Die Färbung ausgenommen, kann man die Mikrogynen von *Plagiolepis* in etwa in Parallele stellen mit denen von *Myrmica*. Die beiden von mir gefundenen Exemplare sind einerseits von den normalen Weibchen durch Größe und Färbung, andererseits von den Arbeiterinnen durch den Bau und ebenfalls die Färbung scharf geschieden. Während die Farbe bei normalen Weibchen und Arbeitern tief braunschwarz bis schwarz ist — nur die Extremitäten

sind teilweise heller braun —, sind die Mikrogynen am ganzen Körper und Extremitäten fast einfarbig bräunlich und fallen dadurch im Neste gleich auf. Man wäre versucht, sie als Albinos zu bezeichnen. Ihre Größe ist die einer großen Arbeiterin, weniger als die Hälfte des normalen Weibchens. Der Bau von Kopf und Thorax ist rein weiblich, Ocellen sind normal vorhanden, ebenso Flügelstummel; der Hinterleib ist jedoch nicht größer wie der einer großen Arbeiterin. Nebenstehende Figur mag die Größenverhältnisse u. s. w. wiedergeben. Die normalen Weibchen sind 4,2—4,5 mm lang, die Mikrogynen maßen 2 mm; die Größe der Arbeiterinnen schwankt zwischen 1,6 und 2,4 mm.



a: Makrogyne, normales Weibchen.
b: Mikrogyne.
c: Arbeiter, alle bei gleicher Vergrößerung; ca. × 10.

Was die Funktion dieser *Plagiolepis*-Mikrogynen anbetrifft, so ist dieselbe rein weiblich. Die beiden Nester, in denen ich sie antraf, waren von mittlerem Umfange und jedes besaß die Mikrogyne als Alleinherrscherin. Ich grub beide bis auf den Grund aus ohne eine normale Königin zu finden. Die Kolonie von Boppard, gefunden 23. April, verpflanzte ich in ein Wasmann-Nest, in dem die Tiere bald heimisch waren. Die Mikrogyne legte Eier ab, aus denen sich einige normale Arbeiter entwickelt haben. Da ich die zweite Mikrogyne während einer mehrtägigen Abwesenheit verlor, konservierte ich erstere als Belegstück, ohne sie weiteren Versuchen auszusetzen. — Sicher ist, dass diese Mikrogynen wohl stets imstande waren trotz ihrer Kleinheit den Königinnenpflichten zu genügen. Die Flügelstummel scheinen auch, in Verbindung mit der isolierten Lage der Nester, darauf hinzuweisen, dass die Tiere am

Hochzeitsfluge teilnahmen, obwohl es vorkommen kann, dass die Weibchen anderer Arten entflügelt und als Ersatzköniginnen im Nest zurückbehalten werden.

Es wäre von Bedeutung zu erfahren, ob derartige Mikrogynen von *Plagiolepis* überhaupt häufiger vorkommen, ob sie besonders auch im Süden, im Hauptgebiet der Art, angetroffen werden. Wasmann fand sie bei Prag nie, obwohl dort *Plagiolepis pygmaea* häufig ist. Oder sind sie vielleicht durch die veränderten Existenzbedingungen im Norden hervorgerufen; sei es, dass die Larvenernährung nicht genügend zur Bildung normaler Weibchen war, sei es, dass die Artverbreitung unter schwierigen Verhältnissen dadurch gefördert wird, dass anfängliche Arbeiterlarven später zu Weibchen umerzogen werden. Unter einem größeren Material von *Plagiolepis*, das ich aus Istrien und Dalmatien erhielt, waren nur normale Weibchen vertreten. Hier am Rheine habe ich im ganzen sieben Nester von *Plagiolepis* mit Makrogynen und zwei mit Mikrogynen gefunden, während drei Kolonien wegen des Untergrundes keine genaue Untersuchung zuließen. Sollte sich der Prozentsatz der Mikrogynen-Königinnen von *Plagiolepis* weiterhin als ebenso groß herausstellen, so dürfte man wohl zu der Frage berechtigt werden, ob diese Art bei uns etwa gesetzmäßig Mikrogynen aufzieht.

Nachtrag. In Ergänzung des Berichts über *Plagiolepis* möchte ich noch darauf hinweisen, dass die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, es handle sich bei den beschriebenen Mikrogynen um eine Neubildung und Abzweigung von der Art *pygmaea*.

1874 beschrieb Forel[7]) unter dem Namen *Myrmica myrmicoxena* ein einzelnes sehr kleines Weibchen und Männchen, die in einem Neste von *Myrmica lobicornis* gefunden wurden. Beide Arten sind sehr nahe miteinander verwandt und *myrmicoxena* dürfte wohl gesetzmäßig bei *lobicornis* leben. Klarer wie bei der seit ihrer Entdeckung meines Wissens nicht mehr wiedergefundenen *myrmicoxena* liegen die Verhältnisse z. B. bei *Pheidole symbiotica*, einer von Wasmann[8]) beschriebenen parasitischen Art aus Portugal. Sie steht ebenfalls ihrer Wirtsart, *Pheidole pallidula*, sehr nahe und hat sich sicher von dieser abgetrennt. Als Mittel für eine solche Abzweigung käme der Polymorphismus in Frage, durch den eine neue weibliche Form der Wirtsameise entstehen kann. Da nun von *Plagiolepis* sonstige Zwischenformen zwischen Weibchen und Arbeitern ganz unbekannt sind, liegt die Annahme nahe, dass die *Plagiolepis*-Mikrogynen die ersten Vorläufer einer neuen Art seien.

7) Forel: Les fourmis de la Suisse. Nouv. Mem. Soc. Helv. Sc. Nat. Zürich 1874.

8) Wasmann: Über den Ursprung des sozialen Parasitismus etc. Biolog. Centralbl. XXIX, 1909.

Als eigene Art sind sie noch nicht ausgebildet, wie das bei *Pheidole symbiotica* bereits der Fall ist, welche sich von *pallidula* außer in der Größe auch durch plastische Merkmale konstant unterscheidet. Es würde sich bei unserer Mikrogyne um ein viel früheres Stadium der Abzweigung von der Stammart *Plagiolepis* handeln, das sich sehr wohl in dem theoretischen Entwickelungsgang parasitischer Ameisen durch Polymorphismus, wie ihn Wasmann (op. cit. S. 695) darstellt, gleich zu Beginn eingliedern ließe. Zur Sicherstellung des Gesagten sind allerdings erst weitere Funde und Beobachtungen erforderlich.

Die Hygromipisie, die Immunitätsreaktion und Serodiagnostik.

Von Prof. Dott. Andrea Capparelli,
Direktor des physiologischen Instituts der K. Universität Catania.

Die neuen Fortschritte der Serologie und das Studium der im lebenden Organismus vor sich gehenden Immunitätsvorgänge haben die extreme Empfindlichkeit gewisser Reaktionen, die sowohl im Blutserum als in den zellulären Gewebselementen sich vollziehen, gezeigt. Diese Reaktionen erkennen wir mehr an den mächtigen Störungen der Lebensfunktionen als durch physikalisch-chemische, durch die empfindlichsten physikalischen oder chemischen Instrumente nachweisbare Veränderungen.

Es handelt sich um Milligrammbruchteile nicht oder schlecht definierter Substanzen, die mit den üblichen Methoden in den Organflüssigkeiten nicht fassbar sind, während ihre physio-pathologische Wirkung äußerst prägnant ist. Ihre minimale Menge, im ganzen Organismus noch dazu verdünnt, ließ annehmen, dass sich dieselben dem Nachweise mit den gewöhnlichen physikalisch-chemischen Mitteln entzögen, und die in dieser Richtung unternommenen Versuche hatten zu wenig befriedigenden Resultaten geführt.

Neuere Untersuchungen zeigen aber, dass diese organischen Verbindungen auch außerhalb des Organismus unter bestimmten Bedingungen in vitro reagieren und Ausschläge geben können; solche Beobachtungen verdienen sowohl vom theoretischen Standpunkte als in praktischer Beziehung die größte Beachtung.

Durch die M. Ascoli'sche Meiostagminreaktion ist der Nachweis erbracht worden, dass bei einer Reihe von Immunitätsreaktionen eine Herabsetzung der Oberflächenspannung stattfindet. Ciuffo beobachtete, dass sich in den Antigen-Antikörper-Gemischen durch die Dialyse greifbare Veränderungen einstellen.

Die nicht unerheblichen technischen Schwierigkeiten, denen man bei der Ausführung der Meiostagminreaktion begegnet und welche

eingehende Übung und vollständige Beherrschung der Methode erheischen, veranlassten mich, den Versuch zu machen, zu solchen Untersuchungen die hygromipisimetrische Methode heranzuziehen, deren Empfindlichkeit und Einfachheit zur Feststellung physikalischer Veränderungen in Flüssigkeiten ich in früheren Arbeiten nachgewiesen habe.

Ich stellte mir vor, dass die die Immunitätsreaktionen begleitenden Änderungen der physikalisch-chemischen Konstanten, so gering sie auch sein mögen, dem hygromipisimetrischen Nachweise nicht entgehen würden und sich in einer Änderung der hygromipisimetrischen Zeit dokumentieren würden und nahm daraufhin eine Reihe experimenteller Untersuchungen in Angriff.

In den folgenden ersten Untersuchungen, die ich vorläufig mitteile und auszudehnen und zu vertiefen vorhabe, habe ich zunächst die hygromipisimetrische Zeit der Gemische Tumorserum-Tumorantigen und zur Kontrolle Normalserum-Tumorantigen festgestellt. Es wurde zu 4,5 ccm verdünntem Tumorantigen 0,5 ccm Tumor- resp. Normalserum zugesetzt und die hygromipisimetrische Zeit sofort bestimmt. Nach einstündigem Aufenthalte der Gemische bei 50° und folgender allmählicher Abkühlung auf Zimmertemperatur wurde neuerdings die hygromipisimetrische Zeit bestimmt (Tab. 1). Deutlichere Ausschläge erhielt ich, wenn die Gemische 2 Stunde bei 37° gehalten wurde (Tab. 2). Diese Ausschläge können vergrößert werden durch Verlängerung der Beobachtungszeit, verdoppelt man oder verdreifacht man die herabfließende Säule, so auch werden die Ausschläge um das doppelte oder dreifache wachsen.

Also man kann die Diagnose der Neoplasie leicht machen; doch bleibe immer die Schwierigkeit der Antigenvorbereitung.

Weiterhin habe ich geprüft, ob sich auch in vivo, nämlich bei immunisierten Tieren, die hervorgerufene biologische Umstimmung mit meiner Methode fassbar ist.

Ein 1,400 g schweres Kaninchen bekam 5 Tage nacheinander je 1 ccm steriles Rinderblutserum intraperitoneal. 12 Tage nach der letzten Injektion entnahm ich dem Tiere Blut und bestimmte die hygromipisimetrische Zeit des abgeschiedenen Blutserums (s. Tab. 3). Der Kontrollversuch ergab nicht nur keine Zunahme, sondern Abnahme, deren Ursache festgestellt werden konnte.

Es bleibt zweifelhaft, ob der Erfolg abhängig ist von dem Verlust im Folge der Immunisierung oder mehr von den physikalisch-chemischen Störungen des Blutserums; mithin bestätigt der Erfolg in vitro, dass die erlangte Veränderung in vivo abhängig ist von den physikalisch-chemischen Störungen des Blutserums.

Aus diesen ersten Untersuchungen ergibt sich, dass die biologischen Reaktionen tatsächlich mit der hygromipisimetrischen Methode greifbar sind. Bei den während der Immunisierung statt-

findenden Schwankungen handelt es sich wahrscheinlich um Abnahme des spezifischen Gewichtes der ganzen Blutmasse. Dieselbe kann nur die Folge entweder des Verschwindens normaler Substanzen aus dem Blute oder des Auftretens hydrophiler Körper, welche Wasser anziehen und die molekulare Konzentration ändern.

Tabelle 1.

Nummer	C.° Temperat.	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit		Datum
1	15	4,5 ccm Normalserum + 0,5 ccm Tumorantigen	15	Gefärbtes destilliertes Wasser	18	19″2	19″53	12. April
2	„	„	„	„	„	19″4		„
3	„	„	„	„	„	20″		„
4	„	4,5 ccm Tumorserum + 0,5 ccm Tumorantigen	„	„	„	24″4	24″23	„
5	„	„	„	„	„	24″5		„
6	„	„	„	„	„	23″8		„
7	„	Gemische Normalserum-Tumorantigen zugesetzt bei 50°	„	„	„	18″	19″20	„
8	„	„	„	„	„	20″2		„
9	„	„	„	„	„	19″6		„
10	„	„	„	„	„	19″		„
11	„	Gemische Tumorserum-Tumorantigen zugesetzt bei 50°	„	„	„	26″	24″72	„
12	„	„	„	„	„	24″		„
13	„	„	„	„	„	25″		„
14	„	„	„	„	„	23″9		„

Tabelle 2.

1	15	Gemische Tumorserum-Tumorantigen	15	Gefärbtes destilliertes Wasser	18	25″	24″6	13. April
2	„	„	„	„	„	24″8		„
3	„	„	„	„	„	24″		„
4	„	Gemische Normalserum-Tumorantigen	„	„	„	19″	19″4	„
5	„	„	„	„	„	19″8		„
6	„	„	„	„	„	19″4		„
7	„	Gem. Tumorser.-Tumorantigen zuges. bei 37°	„	„	„	26″	25″46	„
8	„	„	„	„	„	25″4		„
9	„	„	„	„	„	25″		„
10	„	Gem. Normalser.-Tumorantigen zuges. bei 37°	„	„	„	18″1	18″90	„
11	„	„	„	„	„	18″		„
12	„	„	„	„	„	19″4		„
13	„	„	„	„	„	19″6		„
14	„	„	„	„	„	19″4		„

Tabelle 3.

Nummer	C.° Temperat.	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit		Datum
1	15	Kaninchenblutserum normal, kontrolliert	15	Gefärbtes destilliertes Wasser	18	7″	6″9	7. April
2	„	„	„	„	„	6″8		„
3	„	Kaninchenblutserum zu immunisieren	„	„	„	6″8	6″76	„
4	„	„	„	„	„	6″8		„
5	„	„	„	„	„	6″9		„
6	„	Kaninchenblutserum kontrolliert	„	„	„	6″8	6″8	27. April
7	„	„	„	„	„	6″8		„
8	„	„	„	„	„	6″8		„
9	„	Kaninchenblutserum immunisiert	„	„	„	6″9	6″94	„
10	„	„	„	„	„	7″		„
11	„	„	„	„	„	7″		„
12	„	„	„	„	„	6″9		„
13	„	„	„	„	„	7″		„
14	„	„	„	„	„	6″8		„

Catania, Juli 1911.

Über fermentative Eigenschaften des Blutes und der Gewebe.

Von Ludwig Pincussohn, Berlin.

In den letzten Jahren sind von der Abderhalden'schen Schule eine Reihe von Tatsachen aufgedeckt worden, die geeignet sind, auf die Vorgänge im tierischen Körper, besonders den Eiweißstoffwechsel, neues Licht zu werfen. Das Fundament, auf dem sich diese Untersuchungen aufbauen, ist die von Abderhalden und Pincussohn (1) gemachte Beobachtung, dass das Plasma von Kaninchen und Hunden nach parenteraler (subkutaner) Zuführung von artfremdem Eiweiß, Eiereiweiß oder Pferdeserum, mit fermentativen Eigenschaften begabt wird, die ihm sonst nicht zukommen. Normales Serum dieser Tiere spaltet zwar gewisse Polypeptide, so das Kaninchenplasma Glycyl-l-Tyrosin, das Plasma des Hundes Diglycyl-Glycin; für andere Polypeptide fehlt dem Plasma dagegen die spaltende Fähigkeit. Injiziert man z. B. Hunden subkutan Eiereiweiß oder Pferdeserum, so gewinnt das Plasma nach einiger Zeit die Fähigkeit, Glycyl-l-Tyrosin, das es sonst nicht anzugreifen vermag, in seine Komponenten zu zerlegen.

Ehe wir diese Untersuchungen und deren weiteren Ausbau weiter verfolgen, sollen kurz die für den Nachweis solcher pepto-

lytischen Fermente angewandten Methoden behandelt werden. Die ersten Ergebnisse wurden mit einer rein chemischen Methode gewonnen. Man versetzt 1 g des zu spaltenden Polypeptids mit 10 ccm des zu untersuchenden Plasmas, lässt die Mischung 3 Tage lang unter Zusatz eines Antiseptikums bei 37° im Brutschranke stehen, enteiweißt dann mit einer geeigneten Methode, z. B. mit Kaolin oder Mastix, und isoliert darauf die Spaltprodukte bezw. das unveränderte Polypeptid. Sehr leicht ist die Isolierung von Spaltstücken, die sich z. B. durch besondere Löslichkeitsverhältnisse auszeichnen, wie des l-Tyrosins, das infolge seiner Schwerlöslichkeit sehr leicht aus den Lösungen ausfällt und dann einfach zur Wägung gebracht werden kann. Schwieriger gestaltet sich die Isolierung anderer Aminosäuren, bei denen die Fischer'sche Estermethode zu Hilfe genommen werden muss. Unter vielen Umständen wird es genügen, nicht sämtliche Spaltprodukte, sondern nur ein einziges zu erhalten. Vor allem ist dies absolut hinreichend in den Fällen, wo es sich nur um die Frage handelt, ob eine Spaltung überhaupt stattgefunden hat.

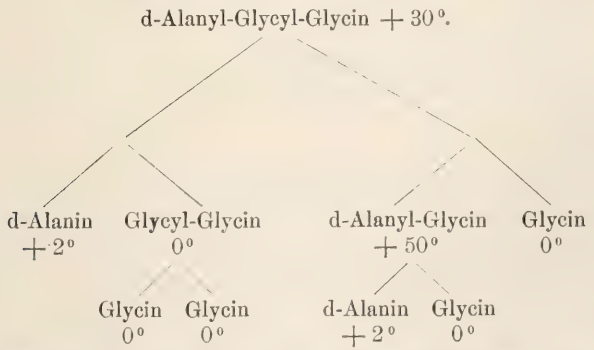
Man wird mit Vorliebe solche Polypeptide auswählen, welche Aminosäuren enthalten, die sich durch besonders charakteristische Eigenschaften auszeichnen. Wie schon oben erwähnt, hat das Tyrosin die sehr hervorstechende Eigenschaft der Schwerlöslichkeit, es ist außerdem durch seine charakteristische Kristallform und das sehr voluminöse Ausfallen ausgezeichnet. Wir haben aus diesem Grunde möglichst häufig das Glycyl-l-Tyrosin angewandt. Es war auch dadurch gut geeignet, dass, wie oben erwähnt, es von normalem Hundeplasma nicht angegriffen wird, und wir es darum bei den Versuchen, die in der Folge sämtlich an Hunden ausgeführt wurden, sehr gut verwenden konnten. Der einzige Nachteil ist seine für einen nicht chemisch geschulten Arbeiter etwas schwierige Herstellungsweise, so dass man einen Ersatz dafür suchte. Ein solcher fand sich im Pepton aus Seide, das nach ganz feststehenden Regeln — dreitägiges Stehenlassen von Seide mit der fünffachen Menge 70%iger Schwefelsäure, Entfernen der Schwefelsäure mit Barythydrat, Einengen des vom Bariumsulfat befreiten Niederschlages bis zur Syrupkonsistenz, Fällen mit Alkohol und Trocknen der ausfallenden schmierigen Masse im Vakuumexsikkator über Schwefelsäure — als gelbliches, stark hygroskopisches Pulver gewonnen wurde, und das sich besonders durch seinen hohen Gehalt an Glycyl-l-Tyrosin auszeichnet. Fügt man zu einer vielleicht 25%igen Lösung dieses Peptons ein Plasma oder Serum, das ein peptolytisches Ferment enthält — das Verfahren lässt sich natürlich auch für jedes andere peptolytische Ferment anwenden —, und belässt die Mischung einige Zeit im Brutschrank, so fallen besonders nach Abkühlung die charakteristischen Nadeln des Tyrosins

aus. Ein anderes öfter benutztes Polypeptid, das im Abderhalden'schen Laboratorium jedoch kaum angewendet wurde, ist das Glycyl-Tryptophan. Freies Tryptophan gibt mit Brom eine charakteristische Rotfärbung, während dieser Aminosäure, solange sie gebunden ist, diese Reaktion nicht zukommt. Man kann demnach leicht entscheiden, ob eine Spaltung des Polypeptids eingetreten ist. Da die genannte Tryptophanreaktion außerordentlich empfindlich ist, andererseits eine geringfügige Spaltung des Glycyl-Tryptophans durch akzidentelle Umstände ziemlich leicht erfolgt, sind außerordentlich sorgfältige Kontrollen nötig. In nicht sehr geübter Hand kann die Reaktion leicht zu Trugschlüssen verleiten, und sie ist darum nicht sehr zu empfehlen. Sie hat an anderen Stellen öfter Verwendung gefunden, z. B. zur Feststellung von Fermenten im Mageninhalt bei Krebs (Fischer und Neubauer).

Eine Methode, die dem Nachweis proteolytischer Fermente dient und den Vorzug außerordentlich großer Einfachheit hat, beruht darauf, dass schon hohe Spaltprodukte des Eiweißmoleküls, Peptone, imstande sind, durch Membranen von Fischblase, Pergamentpapier und ähnliches Material zu diffundieren. Bringt man eine Lösung des auf seine fermentative Wirksamkeit zu prüfenden Stoffes, z. B. ein Blutserum, zusammen mit einem Eiweißkörper in ein Säckchen aus Fischblase o. dgl. ein und hängt dieses Dialysiersäckchen ins Wasser, so wird, wenn sich durch Einwirkung eines Fermentes Pepton bildet, dieses in die Außenflüssigkeit diffundieren und dort durch eine der bekannten Eiweißreaktionen, z. B. die Biuretreaktion, nachgewiesen werden können. Die Reaktion ist außerordentlich einfach, gestattet aber, wie man sieht, nur einen sehr oberflächlichen Einblick in die in Betracht kommenden Verhältnisse.

Ein Verfahren, welches trotz verhältnismäßig großer Einfachheit sehr exakte Untersuchungen gestattet, und das aus diesem Grunde bei den später zu schildernden Ergebnissen weitaus die meiste Anwendung gefunden hat, ist die von Abderhalden eingeführte optische Methode. Sie beruht auf folgendem Prinzip: Wird das Gemisch einer auf Fermentwirkung zu prüfenden Flüssigkeit und des gewählten Substrates im Polarisationsapparat abgelesen — die Mischung muss selbstverständlich gut durchsichtig sein —, so wird man eine gewisse Drehung beobachten. Erfolgt nun durch Fermentwirkung ein Abbau des in der Mischung vorhandenen Substrates — als solches dienen bei den Versuchen auf peptolytische und proteolytische Fermentwirkung genuine gelöste Eiweißstoffe wie Serum, Eierklar und andere, ferner Peptone und Polypeptide —, so wird bei einer erneuten Beobachtung die Drehung des Gemisches sich geändert haben, während bei Fehlen einer fermentativen Wirkung die Drehung des Gemisches bei weiteren Beobachtungen die gleiche bleiben wird als bei Beginn des Versuches. Es ist hierbei

natürlich vorausgesetzt, dass die zu prüfende Fermentflüssigkeit wie auch das Substrat ihre Drehung an sich nicht verändern, was durch Kontrollen festgestellt werden muss. Diese Methode gestattet nun eine außerordentlich feine Beobachtung der Spaltungsvorgänge, die am klarsten zutage tritt, wenn als Substrat genau definierte Polypeptide gewählt werden. Es eignet sich u. a. sehr gut das schon oben erwähnte Dipeptid Glycyl-l-Tyrosin, das eine ziemlich erhebliche Drehung nach rechts hat. Bei der peptolytischen Spaltung zerfällt es in seine Komponenten l-Tyrosin und Glykokoll, das erste linksdrehend, das zweite optisch inaktiv. Wenn nun eine Spaltung eintritt, so beobachtet man im optischen Rohr eine deutliche Verschiebung der Drehung nach links. Die Beobachtungen sind so scharf, dass man direkt Gesetzmäßigkeiten der Spaltung festlegen konnte. Noch wertvoller erweisen sich die Polypeptide, die aus einer größeren Zahl von Aminosäuren zusammengesetzt sind und die in verschiedener Weise zerfallen können. Als Beispiel diene das Tripeptid d-Alanyl-Glycyl-Glycin. Dieses Polypeptid kann zunächst nach zwei verschiedenen Richtungen aufgespalten werden. Eine Sprengung der Kette könnte 1. zwischen Alanin und dem ersten Glykokoll-Molekül, 2. zwischen den beiden Glycin-Molekülen stattfinden. Man kann das optisch sehr gut beobachten. Da das Tripeptid eine Drehung von $+30^0$ hat, Alanin allein optisch fast inaktiv ist ($+2^0$), das Dipeptid Alanyl-Glycin stärker nach rechts dreht als das Tripeptid und zwar um 20^0 mehr, Glycin endlich ganz inaktiv ist, so wird man je nach der erfolgten Spaltung eine Drehungsänderung in verschiedenem Sinne bekommen. Nachfolgende Tabelle erörtert dieses wohl am leichtesten.



Eine Zunahme der Drehung spricht also für eine Spaltung in Alanyl-Glycin und Glycin, eine Abnahme für eine Spaltung zwischen Alanin einerseits und den beiden Glycin-Molekülen andrerseits. Es gibt nun in der Tat Fermente, die in der einen Richtung, und andere Fermente, die in der anderen Richtung einwirken. Während die allgemeinen Fermente der menschlichen

Organe, ebenso das peptolytische Ferment des Hefepressaftes und viele andere das Tripeptid so angreifen, dass zunächst Alanin abgespalten wird, was sich also durch eine Abnahme der Drehung kundgibt, sprengen z. B. die aus dem Pressaft von bösartigen Geschwülsten gewonnenen Fermente zunächst die Bindung zwischen den beiden Glykokoll-Komponenten, so dass als erste Phase des Prozesses eine Abspaltung von Alanyl-Glycin auftritt, dokumentiert durch eine Zunahme der Drehung im optischen Rohr.

Die Anwendung solcher Polypeptide gestattet also nicht nur den Nachweis einer spaltenden Wirkung, sondern sie erlaubt, was noch wichtiger ist, eine Klassifizierung der Fermente. Es wäre das Ideal, auf eine große Anzahl geeigneter Polypeptide die verschiedenen Fermente wirken zu lassen: es wäre der beste Weg, zu einer Einteilung der Fermente zu gelangen. Leider ist die Herstellung besonders höherer Polypeptide mit nicht unerheblichen Schwierigkeiten verknüpft, so dass die Durchführung dieser Idee eine gewaltige Summe von Arbeit erfordern würde.

Für die meisten Versuche eignen sich sehr gut die nach der oben geschilderten Methode dargestellten Peptone aus verschiedenen Eiweißstoffen, wie aus Seide, Kasein, Gelatine u. s. w., für besondere Zwecke aus bestimmten Organeiweißkörpern. Diese Peptone ändern, wenn sie abgebaut werden, ebenfalls ihre optische Drehung. Diese Änderung findet hier nicht so einsinnig wie z. B. beim Glycyl-Tyrosin statt. Je nachdem mehr rechts- oder linksdrehende Komplexe zunächst abgespalten werden, wird die Drehung sich im einen oder anderem Sinne verschieben. Unter Berücksichtigung solcher Verhältnisse verläuft die Kurve aber durchaus immer in gleicher Weise, wenn dasselbe oder ein ähnliches Ferment auf das Pepton einwirkt; auch verschiedenartig wirkende Fermente kann man, wenn auch nicht ganz so schön wie beim Alanyl-Glycyl-Glycin, aus der Abbaukurve erkennen.

Zur Technik dieser Versuche sei nur erwähnt, dass ein sehr guter Polarisationsapparat, der hundertstel Grade abzulesen gestattet, nötig ist. Sehr wesentlich ist ferner eine gute Beleuchtung, am besten mit Hilfe einer Nernstlampe, wenn möglich endlich Licht mit konstanter Wellenlänge. Die Versuche werden, wenn nicht besondere Verhältnisse eine Ausnahme verlangen, bei Bluttemperatur, 37°, vorgenommen. Zur Beobachtung dienen Polarisationsröhren von 2,5 bis 10 cm Länge, die noch mit einem Wassermantel umkleidet sind. Die Ablesungen erfolgen stündlich oder in längeren Zwischenräumen; während dieser werden die Röhren im Brutschrank aufbewahrt und nur zur Vornahme der Ablesung für möglichst kurze Zeit herausgenommen; der Wassermantel bewirkt, dass die Temperatur hierbei annähernd konstant bleibt.

Die zu schildernden Untersuchungen beziehen sich nun nicht allein auf Eiweißstoffe, sondern sie sind auch auf die Kohlenhydrate ausgedehnt worden, wie unten genauer geschildert werden wird. Die hier eingeschlagene Methodik entspricht der beim Nachweis der peptolytischen Fermente benutzten optischen Methode; die Spaltung des Rohrzuckers z. B. in seine Komponenten ist ja sehr leicht polarimetrisch zu verfolgen.

Abderhalden hat mit einer großen Zahl von Mitarbeitern (1, 2, 3, 4, 5, 6) die Bestandteile des normalen Blutes auf ihre peptolytischen Fähigkeiten hin untersucht. Es fand sich, dass zwischen roten Blutkörperchen und Serum ein erheblicher Unterschied besteht; während die roten Blutkörperchen imstande sind, eine Reihe von Polypeptiden in ihre Bestandteile zu zerlegen, ist das von Formelementen freie Blutplasma bezw. Serum hierzu nicht befähigt. Glycyl-Tyrosin z. B. wird von den Blutkörperchen des Pferdes, nicht aber vom Plasma gespalten. Bei den einzelnen Tieren finden sich nun Unterschiede. Das Plasma des Kaninchens ist z. B. zum Abbau des Glycyl-Tyrosins befähigt, nicht aber das Plasma des Hundes. Höhere Polypeptide, z. B. Tripeptide, werden leichter angegriffen: das Triglycyl-Glycin wird z. B. auch vom Plasma des normalen Hundes abgebaut.

Wie schon im Anfang erwähnt, kann man durch parenterale Zuführung von artfremdem Eiweiß dem Plasma polypeptidspaltende Fähigkeiten erteilen, die sie vorher nicht besaßen. Das Plasma eines Hundes, der mit Pferdeserum oder Eiereiweiß subkutan injiziert worden war, spaltet im Gegensatz zum normalen Tier die Dipeptide Glycyl-l-Tyrosin und dl-Leucyl-Glycin. Prinzipiell die gleichen Ergebnisse finden sich in den Versuchen von Abderhalden und Weichardt (7). Kaninchen, denen subkutan Seidenpepton oder ein genuines Eiweiß injiziert worden war, waren imstande, ein aus Seide hergestelltes Pepton abzubauen. Die Stoffe, welche nach Vorbehandlung Polypeptide bezw. Peptone bezw. genuine Eiweißkörper angreifen, sind als Fermente zu deuten. Erwärmt man das spaltende Serum eine halbe Stunde lang auf 60°, so hat es seine spaltende Eigenschaft verloren, es ist inaktiv geworden. Ein anderer, charakteristischer Befund ist der, dass es sich bei den geschilderten Erscheinungen nicht um spezifische Reaktionen handelt, wie sie bei den „Antikörpern“ angenommen werden. Diese Frage ist zuerst von Abderhalden und Pincussohn ausführlich studiert worden (8). Seidenpepton, das bei den meisten Fermentversuchen dieser Art in erster Linie, daneben später auch eine Anzahl anderer Peptone, als Substrat diente, wird auch dann abgebaut, wenn zur Vorbehandlung ein anderer Eiweißkörper als das gleiche Pepton (Abderhalden und Weichardt) diente. Injiziert man Hunden subkutan Gliadin, einen Pflanzeneiweißkörper, so spaltet das Serum des be-

treffenden Tieres Seidenpepton. Durch eine Reihe von Arbeiten Abderhalden's mit Immisch, Israel, Sleeswijk, Pincussohn (9, 10, 11, 12) sind diese Beobachtungen umfassend bestätigt worden. Hunde wurden mit einer Anzahl heterogener Eiweißkörper, Kürbissameneiweiß, Edestin aus Baumwollsamen, Kasein, Eiereiweiß, vorbehandelt, und die Wirkung des Plasmas auf Peptone aus Seide, Edestin, Gelatine, Kasein, die in der oben geschilderten Weise dargestellt waren, geprüft. Alle Peptone wurden von dem Serum aller vorbehandelten Hunde abgebaut, während das Serum der normalen Tiere einen ähnlichen Abbau nie erkennen ließ. Die erhaltenen Kurven entsprechen ziemlich genau denen, welche beim Abbau des betreffenden Peptons durch Pressaft aus Hefe, der nach dem Buchner'schen Verfahren (Zerkleinern der Hefezellen mit Quarzsand und Kieselgur, Auspressen der erhaltenen Masse in der hydraulischen Presse bei 300 Atm.) erhalten worden war, resultieren. Es kommt danach den im Blut auftretenden Fermenten eine ähnliche Wirkung wie dem peptolytischen Ferment des Hefepressaftes zu.

Die zur Erzeugung der spaltenden Serumwirkung nötigen Eiweißmengen sind recht kleine. Während in den ersten Versuchen öfter wiederholte Injektionen mit erheblichen Mengen Eiweiß angewandt wurden, von dem Gedanken ausgehend, dass die Erzeugung der Fermente im Blut nach ähnlichen Prinzipien verlaufen dürfte, wie die Erzeugung der Antikörper, wo es ja zur Gewinnung möglichst hochwertiger Sera einer lange fortgesetzten Vorbehandlung bedarf, stellte sich später heraus, dass in unserem Falle der Erfolg durchaus nicht von der Menge oder der Anzahl der Injektionen in ähnlichem Maße abhängt. So genügen z. B. schon 0,1 g Edestin, um dem Serum spaltende Eigenschaften zu verleihen.

Die Fermente, deren Verhalten bisher geschildert wurde, zeigen den Typus der peptolytischen Fermente, d. h. sie vermögen Peptone und Polypeptide weiter abzubauen. Bei diesen geht, wie wir es beim Glycyl-l-Tyrosin gesehen haben, der Abbau bis zu den Aminosäuren. Zugleich erhält das Serum aber auch proteolytische Eigenschaften, wobei dahingestellt sein mag, ob es sich um verschiedene Wirkungen desselben Ferments oder um zwei verschiedene Fermente handelt. Diese proteolytische Fähigkeit wurde durch Abderhalden und Pincussohn (13) folgendermaßen nachgewiesen: Ein Hund wurde mit 10%iger Seidenpeptonlösung vorbehandelt und 3 Tage nach der letzten Injektion entblutet. 20 ccm einer 5%igen Gelatinelösung, in einem anderen Versuch eine Eiereiweißlösung, wurden mit durch spontane Gerinnung gewonnenem Serum in eine Fischblase eingebracht und gegen destilliertes Wasser dialysiert. Nach kurzer Zeit gab die Außenflüssigkeit intensive Biuretreaktion, ein Zeichen dafür, dass sich in der Fischblase aus dem Eiweiß unter dem Einfluss des zugesetzten Serums Pepton

gebildet hatte, das im Gegensatz zum unveränderten Eiweiß durch eine solche Membran diffundiert. Brachte man in die Fischblase eine der Eiweißlösungen mit normalem Serum oder als weitere Kontrollen nur Eiweiß oder nur spaltendes Serum, so fand eine Peptonbildung nicht statt. Durch den optischen Abbau von Gelatinelösungen sind diese Ergebnisse später wiederholt erhärtet worden.

Im Molekül verändertes Eiweiß verliert die Ferment erzeugende Eigenschaft. Injiziert man einem Hunde jodiertes Eiereiweiß bezw. jodiertes Seidenpepton, so traten im Plasma keine Fermente auf (Abderhalden und Pincussohn, 12). Andererseits vermag das durch einen beliebigen Eiweißkörper oder durch Seidenpepton fermenthaltig gemachtes Blut nicht, jodiertes Seidenpepton abzubauen. Es zeigt sich auch hier wieder einmal ein Abweichen der geschilderten Fermentbildung von den Immunitätsreaktionen. Wie Obermayer und Pick (14) gezeigt haben, erzeugt ein jodiertes Eiweiß auch ein Präzipitin, das nur noch auf jodiertes Eiweiß wirkt, und das zudem seine Artspezifität völlig verloren hat, indem es mit jedem jodierten Eiweiß präzipitiert.

Andererseits scheint es doch, als ob gewisse Zusammenhänge zwischen der Fermentbildung und den Immunitätsreaktionen bestehen. Die Spaltung nach Injektion von Eiweiß tritt erst nach einer gewissen Zeit, im Mittel nach 5—6 Tagen auf; es ist dies, wie aus der Literatur bekannt ist, und wie auch einige ad hoc angestellte Versuche zeigten, ungefähr die gleiche Zeit, nach der im Serum präzipitierende Eigenschaften auftreten. In einigen Versuchen ging das Erscheinen der spaltenden Wirkung und des Präzipitationsvermögens nahezu parallel (15).

Das Blutserum bezw. Plasma behält die ihm einmal erteilte spaltende Wirkung ziemlich lange, wenn auch mit fortschreitender Zeit eine Abnahme der Wirkung zu konstatieren ist. Noch 3—4 Wochen nach dem Auftreten der Fermente wurde eine abbauende Wirkung der Blutflüssigkeit festgestellt.

Es wurde schon erwähnt, dass dem Plasma und Serum des Meerschweinchens an sich solche Fermente zukommen, wie sie beim Hund erst durch Injektion artfremden Eiweißes erzeugt werden. Mit aller Reserve möge darauf hingewiesen werden, dass hier möglicherweise ein Zusammenhang mit dem reichen Komplementgehalt des Meerschweinchenserums denkbar ist, dass also vielleicht auch hier eine Brücke zu den Immunitätsreaktionen herüberführen dürfte.

Die bisher geschilderten Ergebnisse beziehen sich auf die Wirkung künstlich parenteral zugeführter Eiweißkörper. Es liegt nun nahe, dass ähnliche Wirkungen auch zu erwarten sind, wenn durch irgendwelche im Organismus selbst sich abspielende Prozesse Eiweiß bezw. hohe Spaltprodukte desselben in die Blutbahn gelangen. Wir werden auch dann das Auftreten von Fermenten erwarten

dürfen. Ein solcher Fall tritt z. B. dann ein, wenn wir dem Körper per os soviel Eiweiß zuführen, als er in seinem Darmkanal nicht zu verarbeiten vermag. Es wird dann nicht oder wenig verändertes Eiweiß in das Blut übertreten und dort die Bildung von Fermenten veranlassen. Dies konnten Abderhalden und Pincussohn (13) zeigen, indem sie Hunde mit großen Mengen von Eiereiweiß fütterten; das von diesen Hunden gewonnene Serum spaltete Seidenpepton und bildete andererseits aus Eiweiß Pepton. Es gibt sicher eine ganze Reihe von pathologischen Zuständen, bei denen ähnliche Verhältnisse obwalten. Artfremdes Eiweiß kann ja unter verschiedenen Umständen in die Blutbahn gelangen. So ist es z. B. denkbar, dass das Eiweiß abgestorbener Bakterien, also von Bakterienleibern, als Reiz zur Fermentbildung wirken könnte. Auch die Zellen der malignen Tumoren sind wohl als artfremd zu betrachten. Die Fermentbildung stellt sich scheinbar im ganzen als eine Abwehr des Organismus dar, der bestrebt ist, artfremde Substanzen unschädlich zu machen und sie zu körpereigener Substanz umzuprägen. Nach den herrschenden Anschauungen muss er dazu das artfremde Eiweißmolekül erst zerschlagen; aus den Spaltstücken baut er dann sein Eiweiß auf.

Eine spezielle abbauende Wirkung auf Peptone kommt, wie Abderhalden und Pincussohn (15) zuerst zeigten, und wie Abderhalden mit Schilling (16) bestätigte, gewissen Toxinen und Antitoxinen zu. Diese Erfahrung, die zunächst an Handelspräparaten gewonnen wurde, gilt scheinbar auch für die Vorgänge im Organismus selbst. Die abbauende Wirkung von Toxinen, Antitoxinen ist ebenfalls keine rein spezifische, wenn auch unter Umständen die Wirkung eines Toxins bezw. Antitoxins auf das aus den Leibern der betreffenden Bakterienart hergestellte Pepton sich eklatanter darstellt. Am besten studiert ist die Wirkung des Diphtherietoxins und des Diphtherieantitoxins auf Seidenpepton bezw. auf Diphtheriebazillenpepton. Diese Peptone werden von beiden Agentien abgebaut; andererseits tritt die antagonistische Wirkung von Toxin und Antitoxin dadurch hervor, dass bei einer bestimmten Mischung beider eine spaltende Wirkung auf zugegebenes Pepton ausbleibt. Diese spaltende Wirkung kommt nun nicht nur dem Toxin und Antitoxin des Handels zu, sondern man kann direkt bei Hunden durch Einspritzung von Toxinen dem Serum bezw. Plasma spaltende Eigenschaften verleihen. Es ist wohl denkbar, dass die Infektion mit Diphtherietoxin zum Teil wenigstens dadurch charakterisiert ist, dass durch Auftreten von Fermenten, also eine Abwehrreaktion, ein Abbau von Diphtheriebazilleneiweiß stattfindet, und dass vielleicht auch das auftretende Fieber durch die Bildung hoher Eiweißspaltprodukte hervorgerufen wird, eine Erscheinung, die auch an anderem Material wiederholt experimentell beobachtet wurde. Das Auftreten von

Antitoxinen, im Sinne dieser Versuche von Antifermenten, zeigt sich dadurch, dass nach mehrmaliger Injektion das spaltende Vermögen des Blutserums erheblich herabgesetzt wird. Nach den Reagenzglasversuchen wird man, wenn das Serum keine spaltende Eigenschaft mehr zeigt, annehmen müssen, dass Toxin und Antitoxin sich genau die Wage halten. Ganz ähnliche Verhältnisse findet man beim Tuberkulinum Kochii. Dieses spaltet an sich Seidenpepton, besser noch ein Pepton aus Tuberkelbazillen. Auch das Serum von Tieren, denen Tuberkulin injiziert worden war, wirkt in gleichem Sinne; es spaltet Seidenpepton, Tuberkelbazillenpepton, Pferdeserum.

Es fragt sich nun, was als artfremder Eiweißkörper im Sinne der Auslösung einer fermentativen Wirkung zu betrachten ist. Außer den genannten pflanzlichen und tierischen Eiweißstoffen einschließlich der Toxine ist zweifellos auch das Blut anderer Tiere als artfremd anzusehen; nach Injektion solcher treten im Plasma peptolytische Fermente auf. Diese Artfremdheit scheint jedoch noch weiter zu gehen. Während das Blut eines Hundes, wenn man es einem Hund der gleichen Rasse injiziert, das Auftreten von Fermenten nicht zur Folge hat, scheint sich das Blut eines Hundes anderer Rasse schon als artfremd genug zu erweisen, um die Bildung von Fermenten zu veranlassen (17). Ganz geklärt ist diese Frage jedoch noch nicht. Es dürfte sich, besonders bei Bastarden, oftmals um gruppenspezifische Strukturen handeln, wie sie durch Versuche von Dungern und Hirschfeld (18) nachgewiesen worden sind. Wahrscheinlich hängt ja die Bildung von Fermenten ebenso wie die von Antikörpern von bestimmten Gruppierungen im Eiweißmolekül ab, die anderen Körper abgehen, und es ist wohl denkbar, dass auch bei äußerlich ganz verschiedenen Hunden sich die gleichen Gruppen im Blute finden und dass es aus diesem Grunde zu einer Fermentbildung nicht kommt. Möglicherweise spielt das Nichtauftreten eines Fermentes bei Injektion arteigenen Eiweißes eine Rolle bei den Versuchen von Michaelis und Rona (19), die den Ersatz eines Teiles des Nahrungseiweißes durch parenteral zugeführtes Eiweiß studierten. Sie konnten, wenn sie einem Hunde einen Teil des Eiweißes in Form von Pferdeserum subkutan injizierten, zeigen, dass dieses Eiweiß ebenso wie enteral zugeführtes ausgenutzt wurde; bei Zuführung von Hundeserum fand eine Ausnutzung scheinbar nicht statt, ein Verhalten, das zunächst paradox erscheint, das aber durch den Abbau des Pferdeserums durch ausgelöste Fermente, den Nichtabbau des Hundeserums infolge Fehlens dieser, wohl erklärt werden kann.

Ganz kurz soll hier auf eine Frage eingegangen werden, die scheinbar mit dem Abbau von Eiweiß im Blut im engen Zusammenhang steht Bekanntermaßen wird ein Tier, dem geringe Mengen

eines artfremden Eiweißes subkutan injiziert werden, in einen Zustand von Überempfindlichkeit, nach der Terminologie von Richet, der dieses Phänomen zuerst am Gift der Mießmuschel genau studierte, von Anaphylaxie gegenüber dem zur Injektion benutzten Eiweißkörper versetzt. Zur Vorbehandlung genügen sehr geringe Mengen, Dezigramme, Zentigramme und noch geringere Mengen des betreffenden Eiweißkörpers. Die Überempfindlichkeit bildet sich nun nicht sofort aus, sondern sie hat erst nach ungefähr 2 Wochen, unter Umständen nach noch längerer Zeit, solche Grade erreicht, dass die Injektion einer etwas größeren Menge des zur Vorbehandlung benutzten Körpers die stürmischen Erscheinungen auslöst, die man als anaphylaktischen Shock bezeichnet. In der reinsten Form bekommt das Tier wenige Minuten nach der Injektion Krämpfe, Dyspnoe, Lähmungserscheinungen: unter diesen schwersten Erscheinungen geht es in kürzester Zeit zugrunde. Nun bieten die Erscheinungen außerordentlich viel Ähnlichkeit mit der Peptonvergiftung: es fehlt auch nicht das Ungerinnbarwerden des Blutes. Es lag daher recht nahe, diese Erscheinung so zu erklären, dass infolge des im Blut gebildeten Fermentes das neuerdings injizierte Eiweiß zum Pepton abgebaut wird und dass dieses den anaphylaktischen Shock erzeugt. Eine solche Anschauung ist von verschiedenen Autoren aufgenommen worden. In der Tat dürfte die Erklärung dieses Phänomens erheblich komplizierter liegen. Dass eine parenterale Verdauung des zugeführten Eiweißes allein für die Reaktion maßgebend ist, ist schon aus dem Grunde sehr unwahrscheinlich, dass nach Versuchen von Abderhalden und Pincussohn (20) das Serum eines für den Anaphylaxieversuch vorbereiteten Tieres schon lange vorher spaltende Eigenschaften zeigt, ehe durch nochmalige Injektion einer größeren Menge des gleichen Eiweißkörpers ein anaphylaktischer Shock ausgelöst wird. Andrerseits sind die spaltenden Eigenschaften des Serums zu einer Zeit, in der der Shock leicht ausgelöst werden kann, durchaus nicht erhöht gegenüber der Zeit, in der eine Auslösung des Shocks noch nicht gelingt.

Ein Spezialfall scheint nach Untersuchungen von Gruber (21) dann gegeben zu sein, wenn durch konsumierende Erkrankungen, kachektische Zustände, Tumoren, Körpereiweiß eingerissen wird; es treten dann ebenfalls peptolytische Stoffe im Serum auf. Das Blutserum stark abgemagerter Kaninchen ist ebenfalls an solchen Stoffen reich.

Die Stoffe, die zur Auslösung einer Fermentwirkung nach diesen Versuchen Gruber's führen, müssen nicht notwendigerweise körperfremd sein; es genügt unter Umständen, dass sie blutfremd sind. Das gilt auch für Plazentarbestandteile, Chorionzotten gegenüber dem mütterlichen Blut. Es ist durch eine Reihe von Untersuchungen

sichergestellt worden, dass besonders in den ersten Monaten der Schwangerschaft solche als blutfremdes Eiweiß aufzufassenden Chorionzotten abgestoßen werden und in das mütterliche Blut übergehen. In der Tat wurde auch in den ersten Monaten der Schwangerschaft das Auftreten von Fermenten im mütterlichen Serum beobachtet (22). Serum normaler Menschen — untersucht wurden virginelle und nicht gravide Frauen — ist peptolytisch unwirksam. Dagegen baut das Serum von Schwangeren im 2. und 3. Monat ein Pepton, das wir in der wiederholt geschilderten Weise aus frischen, möglichst blutfrei gewaschenen Plazenten dargestellt hatten, ab. In den späteren Stadien der Schwangerschaft ist das Serum zu einer solchen Spaltung nicht mehr befähigt; auch das Serum normaler Kreißender ist wirkungslos. Dies ist nun entweder so zu erklären, dass in den späteren Monaten ein Übertritt von blutfremdem Eiweiß nicht mehr stattfindet; andererseits wäre es auch möglich, dass durch das stetige Übertreten kleiner Mengen artfremden Eiweißes eine gewisse Immunität eintritt, dass die Fermentbildung also gewissermaßen erlahmt. Es wurde ja schon vorher ausgeführt, dass zur Erzeugung der Fermente der Übertritt geringer Mengen in die Blutbahn genügt und dass im Gegensatz zur Bildung der Antikörper zur Fermentbildung eine fortwährende „Immunisierung“ nicht geeignet ist.

Um einen besonderen Zustand scheint es sich bei der Eklampsie zu handeln. Im Gegensatz zu dem Verhalten des Serums normaler Kreißender wurde unter vier untersuchten Eklampsieseren in drei Fällen eine deutliche Spaltung des Plazentapeptons beobachtet. Die Erklärung hierfür ist wohl darin zu suchen, dass dem Blut plötzlich große Mengen von Plazentamaterial zugeführt werden, gegen die der mütterliche Organismus mit der Abgabe von Fermenten reagiert, um dieses artfremde Eiweiß unschädlich zu machen. In diesen drei Fällen überstanden die Patienten die Eklampsie. In einem vierten Falle, in welchem die Schwangere der Intoxikation erlag, besaß das Serum keine spaltende Wirkung. Wenn die wenigen Resultate definitive Schlüsse auch nicht zulassen, so liegt es doch nahe, anzunehmen, dass die Schutzlosigkeit des Organismus, die sich im Ausbleiben der Fermententwickelung äußerte, mit dem Nichtüberstehen der Intoxikation im Zusammenhange steht.

Wie wir sahen, findet sich also ein Auftreten von Fermenten in solchen Fällen, bei denen genuine oder nur wenig abgebaute Eiweißstoffe in den Blutkreislauf gelangen; dagegen wurden fermentative Eigenschaften nicht beobachtet auf Zuführung tiefster Eiweißabbauprodukte, ebensowenig nach Injektion anderer organischer Stoffe, wie z. B. Kohlenhydraten, ebensowenig nach Injektion von Salzlösungen, z. B. hypotonischer Kochsalzlösung. Es handelt sich also in dem Sinne um eine spezifische Reaktion, dass sie nur nach Zufuhr von Eiweißkörpern auftritt.

Ganz ähnliches gilt für die Kohlenhydrate. Normalerweise findet sich im Blute kein invertierendes Ferment. Wir wollen von der Frage, ob das Blut imstande ist, Glykolyse zu bewirken, absehen und nur die Aufspaltung höherer Kohlenhydratkomplexe, vorzüglich der Biosen, betrachten. Weinland (23) hat zuerst gezeigt, dass nach Injektion von Rohrzucker im Blut Invertin auftritt. Er bewies die Spaltung durch den Nachweis der Spaltprodukte mit Hilfe der Trommer'schen Probe und die Darstellung des Osazons. Abderhalden hat, zunächst ohne Kenntnis der Weinland'schen Arbeit, die gleiche Frage zu beantworten gesucht. In den mit Brahm (24) und Kapfberger (25) ausgeführten Arbeiten bedient er sich der optischen Methode, die zur Beobachtung der Inversion ja hervorragend geeignet ist. Eine Rohrzuckerspaltung muss sich durch fortwährende Abnahme der Drehung kundgeben; die durch den Rohrzucker bedingte Rechtsdrehung nimmt mehr und mehr ab, um, wenn die Spaltung genügend weit gegangen ist, in eine Linksdrehung überzugehen.

Soweit die bisherigen Beobachtungen, die noch nicht so ausgedehnt sind als bei den Eiweißsubstanzen, reichen, scheint es, dass auch bei den zuckerspaltenden Fermenten keine engere Spezifität besteht. Die einzige Spezifität ist die, dass nach Injektion eines Polysaccharides das Serum nur Polysaccharide spaltet, nicht aber z. B. Eiweiß. Sonst ist es scheinbar völlig gleichgültig, welches Kohlenhydrat hier zur Vorbehandlung des Hundes benutzt wird; das Serum erhält spaltende Eigenschaft, ob wir Rohrzucker, Milchzucker oder Stärke injizieren. Unabhängig von dem injizierten Kohlenhydrat spaltet es Rohrzucker oder Milchzucker. Dagegen zeigte es sich in allen Fällen refraktär gegenüber einem Trisaccharid, der Raffinose. Nach Injektion von Inulin konnte weder Weinland noch Abderhalden und Kapfberger ein dieses Polysaccharid spaltendes Ferment im Blutplasma nachweisen.

Wie schon Weinland angenommen hat, handelt es sich auch hier um fermentative Wirkungen. Dementsprechend werden die spaltenden Sera bei Erwärmung auf 60° in ihrer Wirkung, wenn auch nicht ganz gehindert, so doch merklich geschwächt. Während die gegen Eiweiß gerichteten Fermente erst nach längerer Zeit auftraten, lässt sich das kohlenhydratspaltende Ferment schon 7—8 Stunden nach subkutaner Zufuhr von Rohr- oder Mlichzucker nachweisen; bei intravenöser Injektion von Rohrzucker zeigte schon das $^1/_4$ Stunde später entnommene Plasma bezw. Serum die Fähigkeit, Rohrzucker zu hydrolysieren. Diese Fähigkeit erhält sich ungefähr 14 Tage und kann durch eine erneute Injektion auf die gleiche Zeit verlängert werden. Ungünstig ist es dagegen, wenn man mehrmals nacheinander Injektionen von Saccharose macht: das spaltende Vermögen erlischt dann ziemlich schnell, was dem beim Eiweiß ge-

machten Erfahrungen verwandt ist. Das spaltende Prinzip ist dialysabel. Dialysiert man spaltendes Serum gegen destilliertes Wasser, so besitzt das Dialysat spaltende Wirkung.

Es scheint, dass wir in dem bei parenteraler Zuführung von Zucker auftretenden Fermenten ebenfalls eine Schutzvorrichtung des Organismus zu sehen haben. Diese Schutzvorrichtung tritt in gleicher Weise wie bei überreichlicher Ernährung mit Eiweiß in sinngemäßer Weise in Tätigkeit, wenn man einem Tiere per os sehr große Mengen von Kohlenhydraten zuführt (26). Nach oraler Verfütterung großer Mengen von Rohrzucker und Stärke baut das Serum bezw. Plasma Rohrzucker ab, wenn auch bei weitem nicht in so starker Weise als nach parenteraler Zuführung dieser Kohlenhydrate. Bemerkt sei, dass nach oraler Zuführung von Stärke in großen Mengen ebenso wie nach Injektion im Blut ein diastatisches Ferment in gesteigerter Menge sich bildet. Die fermentative Wirkung des Serums kann man auch am Harn verfolgen. Wird Rohrzucker parenteral injiziert, so wird er, wenn ihn nicht Fermente der Blutbahn abbauen, als solcher im Harn ausgeschieden werden; wird er dagegen durch ein invertierendes Ferment gespalten, so wird man erwarten dürfen, dass wenigstens zum kleinen Teil Invertzucker im Harn erscheint. Sind nur kleine Mengen Rohrzucker zur Injektion benutzt worden, so wäre wohl möglich, dass der gebildete Invertzucker direkt abgebaut bezw. resorbiert wird; bei Einführung größerer Mengen kann man dagegen eine Ausscheidung von Invertzucker im Harn erwarten. Spritzt man nun einem Hund 20 cm einer 5%igen Rohrzuckerlösung ein, so dreht der Harn zunächst stark nach rechts, erst nach 11—12 Stunden ist eine Linksdrehung zu beobachten; bei wiederholter Injektion geht die Rechtsdrehung schon früher in Linksdrehung über, was dadurch erklärt werden kann, dass nach wiederholter Injektion die Fermentbildung schneller vor sich geht bezw. im Serum schon spaltende Fermente vorhanden sind. In den von Abderhalden und Kapfberger gemachten Versuchen war die Linksdrehung stets nur unbedeutend und möglicherweise ganz oder fast ganz auf andere linksdrehende Substanzen als Zucker, z. B. Glukuronsäure, zurückzuführen, die sich ja auch im normalen Hundeharn findet. Jedenfalls aber beweist auch das Zurückgehen der Rechtsdrehung eine Spaltung des Rohrzuckers, da dieser in unverändertem Zustande nicht resorbiert werden kann.

Wie die Rohrzucker spaltenden Fermente sich bilden, ist bisher nicht zu eruieren gewesen. Denkbar wäre Neubildung von Fermenten, die Abgabe solcher aus den Körperzellen, möglich wäre endlich auch, dass derartige Fermente normalerweise im Blute vorhanden sind, dass sie aber durch Antifermente an ihrer Wirksamkeit verhindert werden und dass diese unter der Einwirkung der Behandlung zurücktreten. Die Ergebnisse lassen weiten Spielraum

für fernere Untersuchungen, sowohl auf physiologischem als auch auf pathologischem Gebiete. Als solche Probleme nennt Abderhalden die Gegenüberstellung von Fleischfressern und Pflanzenfressern, ferner das Verhalten der Fermentbildung bei Störungen des Kohlenhydratstoffwechsels, Erkrankungen der Pankreasdrüse und der Leber.

Eine Frage, die sich unwillkürlich aufdrängt, ist die, ob ähnlich wie durch Kohlenhydrate und Eiweißkörper auch durch Fette im Serum Fermente hervorgerufen werden. Versuche, die vor einiger Zeit in diesem Sinne angestellt wurden, gaben kein positives Ergebnis, was mindestens zum Teil den schlechten Fettbestimmungsmethoden zuzuschreiben ist. Unterdessen haben Michaelis und Rona (27) das Verhalten der Oberflächenspannung von Neutralfetten und deren Spaltprodukten zur Bestimmung des fettspaltenden Fermentes benutzt. Glyzerinester, wie Monobutyrin und Tributyrin, beeinflussen die Oberflächenspannung sehr stark; im Gegensatz hierzu sind die entstehenden Spaltprodukte sehr wenig oberflächenaktiv. Mit fortschreitender Spaltung eines der genannten Glyceride tritt eine deutliche Erhöhung der Oberflächenspannung ein. Die genannten Autoren fanden mit Hilfe dieser Methode ein esterspaltendes Ferment im Blut wie in den meisten anderen Organen; wenn die oben aufgeworfene Frage mit dieser Methodik angegriffen werden wird, dürfte man wohl eher ein eindeutiges Resultat erwarten dürfen.

Zum Schlusse mögen hier noch Untersuchungen erwähnt werden, die sich auf das Verhalten der Fermente von Krebsgeschwülsten beziehen. Stellt man aus Krebstumoren von Tieren (Ratten, Mäusen) oder Menschen mit dem Buchner'schen Verfahren, Zerreißen der Zellen durch intensives Verreiben mit Quarzsand und Kieselgur und Auspressen in der hydraulischen Presse unter hohem Druck, Pressäfte her, so zeigen diese regelmäßig peptolytische Eigenschaften. Während die aus Mäusetumoren gewonnenen Säfte zwar scheinbar eine erhöhte Spaltungsfähigkeit aufweisen, sonst aber in gleichem Sinne wirken wie die Pressäfte aus normalen Organen (Abderhalden und Medigreceanu, 28) findet sich bei manchen Krebsen des Menschen ein gleiches (29), bei anderen ein abweichendes Verhalten; teils bleibt eine Spaltung aus, teils ist sie atypisch (Abderhalden und Rona, Pincussohn, 30, 31). Man kann dieses Verhalten schon deutlich an den Abbaukurven des Seidenpeptons erkennen. Bedeutend klarer werden diese Verhältnisse, wenn man als Substrat ein Polypeptid anwendet, das in verschiedener Weise aufgespalten werden kann und dessen Hydrolyse mit Hilfe der optischen Drehung kontrolliert werden kann. Es eignet sich hierzu u. a. sehr gut das Tripeptid d-Alanyl-Glycylglycin, dessen Aufspaltungsmodi oben geschildert wurden.

Wenn auch die Erfahrungen auf diesem Gebiet noch zu gering sind, um etwas Abschließendes zu sagen, kann man doch aus diesen Versuchen folgern, dass unter Umständen in Krebszellen heterolytische Fermente vorhanden sind, die in ganz anderer Art angreifen als die sonst im Organismus vorkommenden. Es ist wohl möglich, dass auf diese Eigenschaft der Krebszellen die verheerende Wirkung zurückzuführen ist, welche die Krebskrankheit auf den Gesamtorganismus ausübt.

Literatur.

1. Abderhalden und Pincussohn, Über den Gehalt des Kaninchen- und Hundeplasmas an peptolytischen Fermenten unter verschiedenen Bedingungen. Z. f. physiol. Chem. **61**, 200 (1909).
2. — und Deetjen, Über den Abbau einiger Polypeptide durch die Blutkörperchen des Pferdes. Z. f. physiol. Chem. **51**, 334 (1907).
3. Dieselben, Weitere Studien über den Abbau einiger Polypeptide durch die roten Blutkörperchen und Blutplättchen des Pferdeblutes. Z. f. physiol. Chem. **53**, 280 (1907).
4. Abderhalden und Oppler, Über das Verhalten einiger Polypeptide gegen Blutplasma und -serum vom Pferde. Z. f. physiol. Chem. **53**, 294 (1907).
5. Abderhalden und Manwaring, Über den Abbau einiger Polypeptide durch die roten Blutkörperchen und Blutplättchen des Rinderblutes. Z. f. physiol. Chem. **55**, 377 (1908).
6. — und McLester, Über das Verhalten einiger Polypeptide gegen das Plasma des Rinderblutes. Z. f. physiol. Chem. **55**, 371 (1908).
7. — und Weichardt, Über den Gehalt des Kaninchenserums an peptolytischen Fermenten unter verschiedenen Bedingungen. II. Z. f. physiol. Chem. **61**, 426 (1909).
8. — und Pincussohn, Über den Gehalt des Hundeblutserums an peptolytischen Fermenten unter verschiedenen Bedingungen. III. Z. f. physiol. Chem. **62**, 243 (1909).
9. — und Immisch, Serologische Studien mit Hilfe der optischen Methode. V. Z. f. physiol. Chem. **64**, 423 (1910).
10. — und Israël, Dasselbe VI. Z. f. physiol. Chem. **64**, 426 (1910).
11. — und Sleeswijk, Dasselbe VII. Z. f. physiol. Chem. **64**, 427 (1910).
12. — und Pincussohn, Dasselbe IX. Z. f. physiol. Chem. **64**, 433 (1910).
13. Dieselben, Serologische Studien mit Hilfe der optischen Methode. IV. Z. f. physiol. Chem. **64**, 100 (1910).
14. Obermayer und Pick. Wien. Klin. Wochenschr. 1906, Nr. 12.
15. Abderhalden und Pincussohn, Serologische Studien mit Hilfe der optischen Methode. X. Z. f. physiol. Chem. **66**, 88 (1910).
16. — und Schilling, Serologische Untersuchungen mit Hilfe der optischen Methode. XV. Z. f. physiol. Chem. **71**, 385 (1911).
17. — und Kämpf, Serologische Untersuchungen mit Hilfe der optischen Methode. Z. f. physiol. Chem. **71**, 421 (1911).
18. v. Dungern und Hirschfeld, Über Nachweis und Vererbung biochemischer Strukturen. Z. f. Immunitätsforsch. 4, 531 (1900).
19. Rona und Michaelis, Untersuchungen über den parenteralen Eiweißstoffwechsel. Pflüg. Arch. **123**, 406 (1908).
20. Abderhalden und Pincussohn, Serologische Studien mit Hilfe der optischen Methode. XIII. Z. f. physiol. Chem. **71**, 110 (1911).

21. G. B. Gruber, Peptolytische Fermente und Immunstoffe im Blut. Z. f. Immunitätsforsch. 7, 762 (1910).
22. Abderhalden, Freund und Pincussohn, Serologische Untersuchungen mit Hilfe der optischen Methode während der Schwangerschaft und speziell bei Eklampsie. Prakt. Ergebn. d. Geburtsh. u. Gynäkol. II. 2, 367 (1910).
23. Weinland, Über das Auftreten von Invertin im Blut. Z. f. Biolog. 47, 279 (1905).
24. Abderhalden und Brahm, Serologische Studien mit Hilfe der optischen Methode. VIII. Z. f. physiol. Chem. 64, 429 (1910).
25. — und Kapfberger, Dasselbe XI. Z. f. physiol. Chem. 69, 23 (1910).
26. — und Rathsmann, Dasselbe XIV. Z. f. physiol. Chem. 71, 367 (1911).
27. Rona und Michaelis, Über Ester- und Fettspaltung in den Geweben. Biochem. Ztschr. 31, 345 (1911).
28. Abderhalden und Medigreceanu, Zur Kenntnis der peptolytischen Fermente verschiedener Krebse und anderer Tumorarten. III. Z. f. physiol. Chem. 66, 265 (1910).
29. Hess und Saxl, Zur Kenntnis der spezifischen Eigenschaften der Karzinomzelle. Beiträge zur Karzinomforschung, Heft 1. Berlin-Wien. Urban u. Schwarzenberg, 1909.
30. Abderhalden und Rona, Z. Kenntnis d. peptolyt. Fermente versch. Krebse u. andere Tumorarten I. Z. f. physiol. Chem. 60, 415 (1909).
31. — und Pincussohn, Dasselbe IV. Z. f. physiol. Chem. 66, 277 (1910).

Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden.

Bearbeitet von einer großen Zahl von Fachgelehrten, herausgeg. von Prof. Dr. Emil Abderhalden, Berlin und Wien, Urban und Schwarzenberg.

Das imposante Werk, dessen ersten Teil wir früher an dieser Stelle besprachen, liegt nun in vier starken Bänden vollständig vor. Es ist in der Tat das geworden, was man schon nach den ersten Teilen erwarten konnte, ein zuverlässiger und reichhaltiger Führer für das biochemische Laboratorium. Es ist unmöglich, an dieser Stelle auf die einzelnen Gebiete, die zum Teil eine geradezu hervorragende Bearbeitung gefunden haben, näher einzugehen. Es sei nur bemerkt, dass das rein Chemische wieder außerordentlich stark berücksichtigt ist, und dass andererseits auch die Grenzgebiete, z. B. Bakteriologie, Immunitätsforschung, Parthenogenese, wenigstens so weit bearbeitet worden sind, dass der Biochemiker mit den hauptsächlichsten Methoden vertraut gemacht wird. Das einzige, das vielleicht auszusetzen wäre, ist, dass Register nur den einzelnen Bänden beigefügt sind, dass ein allgemeines Register aber fehlt. Ein solches würde, wenn es auch nicht ganz ausführlich gehalten wäre, die Brauchbarkeit des Werkes sicherlich noch erhöhen. Im ganzen: ein Standardwerk, das in keinem biochemischen Laboratorium fehlen dürfte. **Pincussohn.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. 15. Oktober 1911. № 20.

Inhalt: **Emery**, Beobachtungen und Versuche an *Polyergus rufescens*. — **Buytendijk**, Über den Gaswechsel der Schmetterlingspuppen. — **Ulehla**, Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung. — Haecker, Allgemeine Vererbungslehre.

Beobachtungen und Versuche an Polyergus rufescens.

Von Prof. Carlo Emery (Bologna).

Seit 1907 beschäftige ich mich ununterbrochen, soweit meine Gesundheit es mir gestattet, mit der Amazonenameise, und habe die Resultate meiner Beobachtungen und Versuche wiederholt der Accademia delle Scienze di Bologna mitgeteilt. Meine Untersuchungen sind indessen zu einem vorläufigen Abschluss gelangt; deshalb fasse ich für die Leser des Biolog. Centralblattes die Ergebnisse meiner Erfahrungen zusammen.

Die Befruchtung der Amazonenameise.

P. Huber gibt an, einmal die Männchen und Weibchen der Amazonenameise im Hochzeitsflug beobachtet zu haben. Nach einer brieflichen Mitteilung Forel's hat er die gleiche Beobachtung gemacht. Dasselbe gibt Wheeler für eine amerikanische Form von *Polyergus* an. Also ist es zweifellos, dass bei *Polyergus* die Geschlechtstiere fliegend auswandern.

Aber Forel sah einmal geflügelte und flügellose Weibchen dem Raubzug der Arbeiterinnen folgen: „Je vis à mon grand étonnement quelques femelles de leur espèce parmi elles, les unes ailées, les autres n'ayant quune aile, ou entièrement aptères. Ces femelles couraient au milieu des ouvrières, en suivant tous les mouvement de l'armée, mais elles s'arrêtaient souvent et marchaient un peu

moins vite que les ouvrières, ce qui fit que peu à peu elles se trouvèrent à la queue“ [1]). Bei Bologna sah ich mehrmals Weibchen, sowohl geflügelte wie entflügelte, in den Raubzügen.

Ich habe sogar ein und dasselbe Nest während 2 Jahren beobachtet und zwei total verschiedene Erscheinungen gefunden; ich schreibe von meinem Tagebuch ab:

1907, 13. Juli. Ein entflügeltes Weibchen begleitet den Raubzug.

Im Nachmittag des 14. waren viele *Polyergus*-Arbeiterinnen und 3 entflügelte Weibchen auf dem Nest versammelt. Die Weibchen wurden von mir gefangen.

Am 16. lasse ich im Nest, aber nicht tief, graben, um zu sehen, ob Männchen vorhanden seien; es waren in der Tat welche da.

Im Nachmittag des 18. ($4^1/_2$—5 Uhr) wanderten zahlreiche *Polyergus*-Arbeiterinnen auf der Oberfläche des Nestes herum; die Versammlung war aufgeregt und auf einen größeren Raum verteilt als sonst, wenn es sich um Vorbereitung zur Sklavenjagd handelt; man sieht keine Hilfsameisen. Unter den Arbeiterinnen erscheinen zahlreiche Weibchen, die Mehrzahl entflügelt, in geringerer Zahl geflügelt; die größte Verwirrung herrscht an der Oberfläche des Nestes. Aber der Himmel überzieht sich nach und nach mit Wolken, die Sonne hört auf zu scheinen und die Ameisen werden allmählich ruhiger und kehren in ihre unterirdischen Räume zurück. Während der Beobachtungszeit erschien kein Männchen auf der Oberfläche des Nestes.

19. (Nachmittag 5—7 Uhr), Raubzug. 5 ungeflügelte und 1 geflügeltes Weibchen begleiten das Heer. Der Zug muss einen mit Kies überstreuten Weg passieren, und ich wähle jenen Übergang zur Musterung des Heeres, sowohl bei dem Ausmarsch wie bei dem Rückmarsch; mein Sohn folgt dem Zug durch die Wiese. Das geflügelte Weibchen ist während des Marsches verschwunden; die flügellosen wurden gesehen, während sie sich dem *fusca(glebaria)*-Neste, gegen welches der Zug gerichtet war, nähern, dann um das Nest umherschweifen, aber nicht in das Nest eintreten. Ich sah, bei der Rückkehr durch den Weg, nur 3 entflügelte Weibchen, kein geflügeltes. Ich muss bemerken, dass die Weibchen schneller als die Arbeiterinnen liefen; dieselbe Beobachtung habe ich wiederholte Male gemacht (gegen die Angaben Forel's).

Am 21. wohnte ich einem Zug bei: dabei waren keine Weibchen.

Am 2. August, Zug gegen ein entferntes *glebaria*-Nest; um zu jenem zu gelangen, musste der Weg der Raubameisen das glatte Pflaster eines Orangenhauses durchziehen, das zur Musterung des Heeres ausgezeichnet günstig war; 3 entflügelte Weibchen marschieren mit dem Zug; alle 3 wurden am Ziel, d. h. zum *glebaria*-

1) Forel, Les Fourmis de la Suisse; p. 229.

Nest angekommen, gesehen. Mein Sohn glaubt sogar eines in das *glebaria*-Nest hineingehen gesehen zu haben, aber er ist von dem nicht gewiss; die beiden anderen verschwanden unter dem Grase. Bei dem Rückzug durch das Orangenhaus sah ich keines von den 3 Weibchen.

Am 3. August sah ich mehrere geflügelte Weibchen durch die Öffnung des Nestes ein- und ausgehen. Es findet kein Zug statt.

Im Jahre 1908 liefert dasselbe Nest ein gründlich verschiedenes Bild.

21. Juli: Einige Männchen erscheinen an den Öffnungen des Ameisennestes.

22. (1 Uhr Nachmittag), *glebaria*-Arbeiterinnen, und von Zeit zu Zeit einige *Polyergus*-Arbeiterinnen, erscheinen an den Türen des Nestes; manche treten aufgeregt heraus: Männchen und geflügelte Weibchen treten auch auf; sie werden durch die Hilfsameisen aufgehalten. Einigen Männchen und Weibchen gelingt es zu entwischen; sie fliegen fort. So ging es weiter mit verschiedenen Abwechslungen bis gegen $3^1/_2$ Uhr. Schwüles Wetter, der Himmel überzieht sich mit Wolken; es findet kein Raubzug statt.

23. Dasselbe Erscheinen von Männchen und Weibchen an den Ausgängen wie an dem vorigen Tage; aber ich habe sie nicht fliegen sehen. Spät nachmittags stopfen die Ameisen eine Öffnung zu, so dass nur eine einzige übrig bleibt. Wetter weniger schwül als gestern. Kein Raubzug.

24. Seit Mittag hat der Hochzeitsflug angefangen: Männchen und Weibchen kommen nach und nach hinaus; nach kurzen Flügen, manchmal unmittelbar, schwingen sie sich in die Luft; die Weibchen erheben sich nach verschiedenen Richtungen in geradem Fluge. Manchmal kehren die Weibchen in das Nest zurück ohne zu fliegen. Dieses Schauspiel dauert bis ungefähr $4^1/_2$ Uhr. Ich habe einmal gesehen, dass ein Weibchen, das nicht geflogen war, von einem Männchen ergriffen wurde und ins Nest zurückkehrte. Die Begleitung des Hochzeitsfluges übernahmen die Hilfsameisen allein; einzelne Amazonen erschienen dann und wann. — $4^1/_2$ Uhr, Raubzug; es gibt kein Weibchen in dem Heere. Die Sonne scheint beständig.

25., Mittag. Es gehen vereinzelte Männchen aus dem Nest hinaus und fliegen fort. 3 Uhr, Raubzug; kein Weibchen in dem Heere.

Vom 25. zum 29. Juli fahren die Männchen fort, vom Nest einzeln zu entfliegen. Ich beobachtete verschiedene Raubzüge, aber kein Weibchen begleitete sie.

Wir haben also in den Jahren 1907 und 1908 zwei grundverschiedene Bilder auf demselben Neste. — Im 1907, kein Hochzeitsflug und keine Auswanderung der Männchen; aber die Männchen

waren im Neste vorhanden (ich weiß nicht in welcher Zahl). Es wurden mehrmals geflügelte und entflügelte Weibchen die Raubzüge begleitend gesehen. — Im 1908, im Gegenteil, kamen Männchen im Überschuss vor, welche aus dem Nest entflogen; es gab einen regelrechten von den Hilfsameisen begleiteten Hochzeitsflug; kein Weibchen war auf den Raubzügen zu sehen.

Vielleicht steht das Vorkommen oder Nichtvorkommen des Hochzeitsfluges von der Zahl der Geschlechtstiere und besonders der Männchen ab. Treten sie sehr zahlreich auf, so folgen sie dem Drang nach Auswanderung und Fliegen. Sind sie spärlich vorhanden, so erfolgt die Begattung meist im Nest, und die Weibchen folgen den Raubzügen.

Mein Sohn fand den 9. Juli 1910 eine Menge (jedenfalls mehr als 40) meist entflügelte *Polyergus*-Weibchen, mit Arbeiterinnen gemischt, auf einer Straße; sie kamen aus einer dichten Hecke und schienen einen Raubzug zu begleiten. Davon wurden eine Anzahl gefangen und zu Versuchen gebraucht.

Die Weibchen, die in Gefangenschaft starben, wurden in Alkohol konserviert, und Prof. Filippo Silvestri hatte die Gefälligkeit, auf meine Bitte, zu untersuchen, ob sie befruchtet seien oder nicht. Er fand, dass sämtliche Entflügelte befruchtet waren und das Receptaculum seminis mit Sperma gefüllt; das geflügelte Weibchen, das zugleich mit den flügellosen gefangen wurde, war dagegen nicht befruchtet. Also ist es bewiesen, dass die Befruchtung des *Polyergus* im Nest stattfinden kann. Die entflügelten Weibchen, gleichwohl ob sie geflogen sind oder nicht, sind deswegen befähigt, befruchtete Eier zu legen.

Gründung der *Polyergus*-Nester.

In diesem Kapitel berichte ich nur über zwei Versuche, wo es mir gelungen ist, die Gründung von Nestern des *Polyergus* von natürlich entflügelten Amazonenweibchen und *fusca*-Kolonien mit Königin und Arbeiterinnen ausgehend zu beobachten.

Der trockene Sommer und der Lehmboden in der Umgegend von Bologna sind Ursache, dass die Nester von *Formica fusca* (*glebaria*) durchaus unterirdisch und sehr tief sind, so dass es außerordentlich schwierig ist, ein Nest auszugraben und die Königin zu bekommen. — Die benutzten Kolonien von *F. fusca* (*fusca*) mit Königinnen verdanke ich den Kollegen Viehmeyer und Schimmer; sie stammen aus Sachsen und Böhmen.

Ein entflügeltes *Polyergus*-Weibchen wurde umherirrend am 25. Juli 1908 gefangen.

Ich wählte zum Gegenstand des Versuches eine kleine, vor wenigen Tagen erhaltene Kolonie, bestehend aus der Königin, 10 Arbeiterinnen (darunter eine blasse unreife) und 2 Kokons. Die *fusca*-

Kolonie wurde in die Mittelkammer eines dreikammerigen Janet-Gipsnestes eingesperrt, deren Verbindungslöcher mit den anderen Kammern durch Watte verstopft wurden.

Am 29. Juli, $11^1/_2$ Uhr des Morgens, wurde das *Polyergus*-Weibchen in eine unmittelbar benachbarte Kammer geführt, nachdem der Wattepfropf, der das Verbindungsloch mit der von der *fusca*-Kolonie bewohnten Kammer stopfte, durch eine dünne Scheidewand aus feuchter Erde ersetzt war. Das Weibchen mustert seine Kammer, aber seine Neugier wird durch den irdenen Pfropf, der dasselbe von der *fusca*-Familie trennt, nicht besonders erregt.

1 Uhr. Ich zerstöre die irdene Wand und stelle den Zusammenhang zwischen den beiden Kammern her. Kurz nachdem dies geschehen, tritt das *Polyergus*-Weibchen in den von der *fusca*-Gesellschaft bewohnten Raum.

Das *Polyergus*-Weibchen wird sofort von allen Arbeiterinnen angegriffen, sogar von der unreifen; die Angriffe wiederholen sich, fast ohne Unterbrechung. Die *fusca*-Königin benimmt sich, im Gegenteil, freundlich; in Berührung mit dem Eindringling gekommen, hat sie es auf dem Hinterleib und auf dem Kopf beleckt. Das *Polyergus*-Weibchen schien lieber in der Richtung der *fusca*-Königin zu gehen. Die Beobachtung wird um 5 Uhr unterbrochen.

8 Uhr. Die Mehrzahl der Arbeiterinnen mit den 2 Puppen haben sich in die Kammer geflüchtet, wo das fremde Weibchen ursprünglich war; die beiden Weibchen stehen zusammen in der Kammer, wo die *fusca*-Kolonie war; 2 Arbeiterinnen übernehmen die Bedienung bei den Weibchen.

10 Uhr. Ungefähr dasselbe.

Am anderen Morgen (9 Uhr), wird die *fusca*-Königin tot gefunden. Sämtliche Arbeiterinnen mit den 2 Puppen sind um das *Polyergus*-Weibchen versammelt; die ersteren belecken das Weibchen, welches mit größter Ruhe, und die Fühler allein bewegend, dann und wann einen Schritt vorwärts macht. 1 oder 2 Arbeiterinnen belecken die tote Königin. Keine Arbeiterin ist getötet worden.

Die *fusca*-Königin hat eine perforierende Wunde im Kopf; dieses ist der Beweis, dass sie von dem *Polyergus*-Weibchen umgebracht wurde.

Das *Polyergus*-Weibchen ist also von der verwaisten *fusca*-Kolonie als Königin adoptiert worden. Ich habe von der neubegründeten Kolonie eine Photographie aufnehmen lassen, welche von Wheeler in seinem vorjährigen Buch[2]) publiziert wurde.

Die Königin legte vor dem Winter keine Eier. Die Kolonie überstand die kalte Jahreszeit gut.

---

2) Wheeler, Ants, p. 485, Fig. 272 (1910).

Am 5. Mai 1909 bemerkte ich, dass ein kleiner Haufen Eier von den Arbeiterinnen herumgetragen wurde. Die Zahl der Eier nahm allmählich ab; am 25. wurde sie bis auf eines reduziert, oder auf eine kleine Larve, die endlich auch verschwand. Die ersten von dem Weibchen gelegten Eier wurden offenbar von den Arbeiterinnen verzehrt, obschon ich letztere reichlich mit Honig und frischen Insekten versah.

Am 30. Mai sah ich einen neuen Haufen Eier von den Arbeiterinnen herumtragen; in den ersten Tagen des Juni schien er vermehrt durch neue Gelege; am 21. Juni waren die Larven ausgekrochen. Die Ameisen haben 12 ziemlich große Larven erzogen, und am 8. Juli hat die erste ihren Kokon gesponnen. Nach und nach haben 7 Larven sich eingesponnen; die übrigen 5 sind verschwunden.

Am 6. August ist eine *Polyergus*-Arbeiterin ausgeschlüpft, bald darauf eine zweite; die beiden sind winzig klein (ein wenig über 4 mm). Die übrigen 5 Puppen haben die Metamorphose nicht vollziehen können.

Während des Winters 1909—1910 sind die 2 kleinen *Polyergus*-Arbeiterinnen gestorben; nur 3 *fusca* sind am Leben geblieben; aber die *Polyergus*-Königin ist gesund mit bedeutend geschwollenem Hinterleib.

Damit unterbreche ich die Geschichte dieser Kolonie: Den Versuch, zu welchem sie benutzt wurde, erzähle ich weiter unten.

Am 15. Juli 1909 fing ich ein entflügeltes *Polyergus*-Weibchen; dasselbe benutzte ich zur Gründung einer zweiten Kolonie.

Voriges Jahr hatte ich von Herrn Viehmeyer eine Kolonie von *F. fusca* (*fusca*) erhalten, die in ein Janet'sches Nest gesetzt wurde. Sie gedieh gut und war nach einem Jahr Gefangenschaft, aus der Königin und vielen (gewiss über 100) Arbeiterinnen, abgesehen von Larven und Puppen, zusammengesetzt.

Am 16. Juli Mittag setzte ich die das *Polyergus*-Weibchen enthaltende Flasche mit dem Gipsneste in Verbindung, und zwar mit der trockensten Kammer (die werde ich mit 3 bezeichnen), die im Janet'schen Neste gewöhnlichen Typus für die Ameisen die „Außenwelt" darstellt.

Da das *Polyergus*-Weibchen keine Eile zu haben schien, in die Röhre, die das Nest mit der Flasche verband, einzuwandern, unterbrach ich für kurze Zeit die Beobachtung. Als ich zurückkehrte (12 Uhr 20 Min.), fand sich das *Polyergus*-Weibchen bereits in der Kammer 1 (feuchteste Kammer), über der *fusca*-Königin, mittens von einem Gemenge Arbeiterinnen, welche das eingedrungene Weibchen wütend angriffen; sie zogen an den Beinen und Fühlern, sowohl dieser wie der eigenen Königin, bis es ihnen gelang, beide zu trennen. Die Arbeiterinnen waren in höchstem Maße aufgeregt und griffen sich gegenseitig an.

Zugleich setzten die Arbeiterinnen mit dem *Polyergus*-Weibchen den Kampf fort. Die *fusca*-Königin schien mir tot und war es in der Tat; sie war durch die Arbeiterinnen an den Gliedmaßen festgehalten. Das gleiche Schauspiel setzte sich mit geringen Veränderungen bis am Abend fort.

Am anderen Morgen war die tote Königin noch immer durch die Arbeiterinnen an den Beinen gehalten. Das *Polyergus*-Weibchen war abwechselnd frei oder festgehalten; am Nachmittag endgültig frei.

Ich habe die tote Königin untersucht: sie hatte eine breite Wunde am Thorax; offenbar hatte das *Polyergus*-Weibchen bei dem ersten Zusammentreffen dieselbe angegriffen und ermordet. Infolgedessen ist das *Polyergus*-Weibchen als Königin adoptiert worden, an der Stelle der von ihr getöteten. Während des Spätsommers und des Herbstes habe ich aufgehört Notizen zu schreiben. Die Überwinterung geschah mit geringer Mortalität der *fusca*-Arbeiterinnen.

Infolge des Todes der Mehrzahl der Arbeiterinnen der im 1908 gegründeten *Polyergus*-Kolonie habe ich mich entschlossen, die Vereinigung dieser mit der viel volkreicheren Kolonie, die es mir gelungen war, im darauffolgenden Sommer zu gründen, zu versuchen.

Das Experiment geschah am 6. März 1910. Die Temperatur im nicht besonnten und nicht geheizten Zimmer, in dem ich die Ameisen während des Winters halte, betrug 10—11°, und die Ameisen selbst waren in ihren Bewegungen ziemlich träge.

Das Weibchen und die 3 Arbeiterinnen wurden einzeln mit einer feinen Pinzette in die Kammer 3 des jüngeren Nestes eingeführt. Die beiden Weibchen haben sich feindlich begegnet, aber ohne sich eigentlich anzugreifen; die Arbeiterinnen haben das fremde Weibchen mit Misstrauen empfangen; einige zogen dasselbe an den Beinen, aber nicht lange Zeit. Eine Arbeiterin ist im Gegenteil, während 2 Tagen, an den Beinen gezogen worden, aber sie wurde nicht umgebracht.

15. März. Die beiden Weibchen halten sich vereinzelt im Neste, jedes umgeben von einem Hofe Arbeiterinnen. Die Temperatur ist noch immer niedrig, und die Ameisen sind noch nicht lebhaft.

April. Wenn die Weibchen einander begegnen, ergreifen sie sich immer: sie wälzen sich miteinander, aber sie verlassen sich unverletzt.

2. Mai. Ein Weibchen (das jüngere, erkennbar an der dunkleren Farbe) wird von den Arbeiterinnen angegriffen und umgeworfen; ich befreie es mit der Pinzette; der Angriff wird wiederholt, das Weibchen wird an den Beinen gezogen, aber es wehrt sich nicht. Nach und nach tritt Frieden ein; am Nachmittag spät besitzt jede Königin ihren Hof. Verschiedene Arbeiterinnen (mindestens 3) werden an den Beinen und Fühlern gezogen.

Ein Haufen Eier wird von den Arbeiterinnen herumgetragen.

3. Mai. Das Ziehen an den Beinen der Arbeiterinnen wird fortgesetzt.

Ich habe indessen ein Loch in die Außenwand der Kammer 3 des Gipsnestes bohren und in dem Loche eine Glasröhre löten lassen, um das Nest mit anderen Apparaten in Zusammenhang setzen zu können; ich verbinde es jetzt durch ein Kautschukrohr mit einem von einer in der Mitte durchbohrten Glasscheibe bedeckten Holzrahmen. Dieser Holzrahmen bildet sozusagen eine „Außenwelt" für die sich im künstlichen Neste befindenden Ameisen; derselbe wird von mir benutzt, um Nahrungsmittel, Puppen u. s. w. einzuführen, von den Ameisen, um allerlei Abfälle fortzuschaffen, derart, dass das Nest stets rein bleibt.

25. Juni. Einige Larven beginnen sich einzuspinnen.

6. Juli. Die Mehrzahl der Larven haben gesponnen; einige besitzen schon einen gefleckten Kokon. Ich bemerke einen Haufen frisch ausgeschlüpfter Larven.

22. Juli. Die 3 ersten *Polyergus*-Arbeiterinnen sind ausgeschlüpft; dieselben werden von den *fusca* an fast allen Gliedern gezogen; die *Polyergus* verhalten sich passiv.

23. Juli. 2 andere *Polyergus* sind ausgekrochen; das Ziehen an den Gliedern geschieht ruhiger, und eine geringere Zahl Arbeiterinnen beteiligt sich daran; manchmal berührt eine *fusca* die Fühler eines *Polyergus* freundlich oder füttert ihn, trotzdem er von anderen an einem Bein oder Fühler festgehalten wird.

24. Juli. Zahlreiche *Polyergus* sind erschienen; sie sind nicht mehr festgehalten. Keine Tote.

1.—5. August. Die *Polyergus* sind aufgeregt und ersuchen jeden Moment die *fusca* um Fütterung. In diesen letzten Tagen trachten sie einen Haufen zu bilden.

4 *Polyergus*-Arbeiterinnen mit fehlerhaft gebildeten, atrophischen Beinen, die auf dem Rücken kriechen, werden von den *fusca* gepflegt und da und dort getragen. Einmal sah ich eine in der „Außenwelt", aber sie wurde an demselben Tag zurück in das Nest geführt.

8. August. 3 *Polyergus* gehen einzeln in die Außenwelt.

Am 10. August haben die Larven des zweiten Geleges angefangen zu spinnen. Die *Polyergus* des ersten Geleges setzen ihre Metamorphose fort.

11. August. Ich stelle das zum Teil von Pappdeckel bedeckte Nest in die Sonne. In der von gelbem Glas (und nicht von Pappdeckel) bedeckten Kammer 3 sind die Ameisen aufgeregt. Die *Polyergus*, welche in jene Kammer eintreten, werden von den *fusca* in die verdunkelten Kammern zurückgeführt; keinem *Polyergus* gelingt es, in die „Außenwelt" einzudringen.

Die *Polyergus*-Arbeiterinnen werden bis jetzt als Myrmekophilen behandelt. Sie werden von den *fusca* verhindert, in die Außenwelt zu gehen; wenn sie den Weg dazu nehmen, so werden sie an den Mandibeln gepackt und in das Nest zurückgeführt, ja in die tieferen Kammern des Nestes. Aber allmählich nehmen sie an Zahl zu und werden mehr unabhängig. Am 15. August sehe ich sie mehr oder minder frei in der „Außenwelt".

Die *Polyergus*-Arbeiterinnen entwickeln sich den ganzen Sommer durch: am 14. September sehe ich noch eine nicht eingesponnene große Larve.

Ich schätze die Zahl der *Polyergus*-Arbeiterinnen, die im Laufe des Sommers ihre Metamorphose vollendet haben, mindestens zu 50; sie sind sämtlich größer als die Hilfsameisen; ihre Größe ist aber geringer als diejenige der Amazonen, die in natürlichen Nestern meistens vorkommen.

Die von mir experimentell gegründeten Kolonien von *Polyergus* haben als Hilfsameisen deutsche *F. fusca fusca*; in der Umgegend von Bologna kommt aber jene Unterart nicht vor, sondern die bedeutend verschiedene *F. fusca glebaria*. Die natürlichen Amazonengesellschaften von Bologna haben sämtlich *glebaria* als Hilfsameisen. Da ich die Absicht hatte, die Bevölkerung meines künstlichen Nestes zu verstärken, dachte ich es mit Puppen von *glebaria* zu versehen. Aber die *F. fusca fusca* wollten, zu meinem Verdruss, keine *F. fusca glebaria* erziehen, trotzdem sie in das Amazonennest im Kokon eingeführt wurden und daselbst die Puppenhülle abgeworfen hatten. Sobald sie auf den Beinen gehen konnten, gingen die *fusca* auf sie los.

Eine *fusca* hielt gewöhnlich das Opfer an einem Bein, während 1 oder 2 auf dessen Rücken kletterten; was sie taten, habe ich nicht verstanden. Gewiss ist, dass die *glebaria* nicht lange lebten. Die Amazonen mischten sich oft mit diesen Gruppen von Ameisen; nicht selten sah ich 2—3 *Polyergus* mit 1—2 *fusca* um eine blasse *glebaria*-Arbeiterin. Die *Polyergus*-Arbeiterinnen schienen mit den Mandibeln an dem Integument der *glebaria* zu schaben (dasselbe tun sie mit den *fusca*); sie scheinen also nicht zu schaden. Dann und wann lösen sich die *glebaria* von den Fesseln und gehen frei; aber für kurze Zeit. Ich sah eines Tages (16. August) eine völlig ausgefärbte *glebaria* in der Außenwelt; sie war von einer *fusca* am Bein festgehalten; kurz darauf ging sie frei; sie fraß Honig und fütterte einen *Polyergus* und mehrere *fusca* ohne belästigt zu werden.

Da ich sah, dass es mir nicht gelingen wollte, von den *fusca* Puppen von *glebaria* erziehen zu lassen, bat ich Herrn Viehmeyer, mir Puppen von *fusca fusca* zu senden; aber als dieselben am 21. August ankamen, hatten die *fusca* begonnen, sich mehr duldsam gegen die *glebaria* zu vertragen. Vom 26. Juli bis 9. September

hatte ich ungefähr 350 *glebaria*-Puppen in das Nest eingeführt; bis Anfang September hatte ich Leichen von *glebaria* in der „Außenwelt" gefunden, doch immer in abnehmender Zahl. Die Unduldsamkeit der *fusca fusca* für *fusca glebaria* hatte über einen Monat gedauert.

Ich kann hinzufügen, dass im Frühling 1911 dann und wann Feindseligkeiten zwischen den Hilfsameisen der beiden Unterarten aufgetreten sind.

Nicht gelungene Versuche an *Polyergus*-Weibchen.

Forel[3]) setzte ein entflügeltes *Polyergus*-Weibchen in Gesellschaft zu einigen *fusca*-Arbeiterinnen: nach vorübergehenden Feindseligkeiten lebten sie friedlich; vielleicht (woran ich die bedenklichsten Zweifel äußere) hätten sie ein Nest gegründet, aber sie wurden vernachlässigt und starben. Das gleiche ereignete sich mit einem *Polyergus*-Weibchen mit *rufibarbis*-Arbeiterinnen; trotz ordentlicher Verpflegung verendete das Weibchen.

Wheeler[4]) hat Versuche angestellt mit künstlich entflügelten Weibchen von *P. lucidus*, einer amerikanischen Form, die *F. schaufussi* als Hilfsameisen hat. Die Weibchen wurden in sämtlichen Versuchen mehr oder weniger lebhaft angegriffen; sie wehrten sich, einige Arbeiterinnen tötend, die übrigen in die Flucht treibend. Die Weibchen machten keine Allianz mit den *Formica*-Arbeiterinnen, sondern verhielten sich als Feinde. Wenn die Arbeiterinnen zahlreich waren (8 und mehr), war das Weibchen zwar siegreich in jedem einzelnen Gefecht, aber es musste, erschöpft infolge der Misshandlungen oder dem von den Arbeiterinnen gesprizten Gift, erliegen.

Ich habe im Jahre 1907 mit natürlich entflügelten *Polyergus*-Weibchen und *glebaria*-Arbeiterinnen eine Reihe von Versuchen angestellt.

15. Juli. Ich lasse ein Janet-Nest mit *glebaria*-Arbeiterinnen und Puppen einrichten.

16. Ein *Polyergus*-Weibchen wird eingeführt. Es wird unmittelbar angegriffen; es versucht nicht sich zu wehren; die Arbeiterinnen ziehen an jedem Glied des Weibchens, welches infolgedessen festgehalten wird; es wird auf den Rücken gelegt. Die Wut der Arbeiterinnen nimmt nach und nach ab; es gelingt dem Weibchen sich frei zu machen. Die Angriffe wiederholen sich mit abnehmender Heftigkeit. Das Weibchen entschließt sich, seine furchtbaren Mandibeln zu benutzen: Resultat: 4 tote Arbeiterinnen.

3) Fourmis de la Suisse, p. 256.

4) On the founding of colonies by queen Ants, with special reference to the parasitic and slave-making Species. Bull. American Mus. Nat. Hist., Vol. 22, art. 4, p. 86 u. f. (1906).

17. Das Weibchen wird nicht angegriffen; es sitzt allein in einer Kammer des Nestes; die Arbeiterinnen sind in einer anderen Kammer.

18. Das Weibchen befindet sich mit manchen Arbeiterinnen in einer Kammer ohne angegriffen zu werden; die Arbeiterinnen vermeiden es. Das Weibchen ist am Nachmittag gestorben.

19. Ein zweites Weibchen wird in dasselbe Nest eingeführt. Es wird angegriffen, jedoch minder heftig als das Vorhergehende; es wehrt sich, manche Arbeiterin tötend.

20. Das Weibchen ist schwach und wird von den Arbeiterinnen vermieden. Seinen Tod voraussehend, schaffe ich es heraus.

Ein drittes Weibchen wird eingeführt; es wird wie gewöhnlich angegriffen.

21. Das Weibchen ist tot.

20. Juli. Ich lasse ein Janet-Nest mit Arbeiterinnen einer anderen natürlichen Kolonie und ohne Puppen einrichten.

21. Ein *Polyergus*-Weibchen wird eingeführt; es wird unmittelbar angegriffen, aber es tötet 4—5 *glebaria* und macht sich frei; es wird stets von den Arbeiterinnen vermieden.

22. Das Weibchen ist tot.

Viehmeyer[5]) hat in Sachsen ähnliche Versuche mit natürlich entflügelten *Polyergus*-Weibchen und mit Arbeiterinnen von *F. fusco-rufibarbis* und *rufibarbis* angestellt. Er bemerkt, ebenso wie ich, dass diese Weibchen allerlei Misshandlungen ertragen ohne sich zu wehren. In diesem Sinne waren sie duldsamer als die Bologneser (vielleicht infolge der minder hohen Sommertemperatur). Die *fusco-rufibarbis* zeigten sich viel weniger streitsüchtig als meine *glebaria*; meistens traten sie früher oder später in freundliche Verhältnisse mit den fremden Weibchen, leckten und fütterten sie. Viehmeyer vermutet, dass die *F. fusco-rufibarbis* das *Polyergus*-Weibchen adoptiert hätte, wenn dasselbe nicht gestorben wäre.

Von den am 9. Juli 1910 gefundenen *Polyergus*-Weibchen wurden 14 in einem künstlichen Nest aufbewahrt und zu verschiedenen Versuchen benutzt.

Ein *Polyergus*-Weibchen mit *glebaria*-Arbeiterinnen eingesperrt, wird stets von letzteren angegriffen; niemals, selbst wenn die Zahl der *glebaria* 3 oder 4 war, haben sie Allianz mit dem *Polyergus*-Weibchen geschlossen; höchstens vermieden die Arbeiterinnen das Zusammentreffen mit dem Weibchen und letzteres zeigte ein defensives Verhalten. Diese Beobachtungen wurden mehrmals wiederholt.

Es ist wichtig hervorzuheben, dass sich *fusca fusca*-Arbeiterinnen genau so verhalten wie *glebaria*. 2 *Polyergus*-Weibchen wurden,

---

5) Zur Koloniegründung der parasitischen Ameisen. Biolog. Centralblatt, Bd. XXVIII (1908).

eines nach dem anderen, von einer geringen Zahl *fusca*-Arbeiterinnen getötet.

Ich will folgenden Versuch ausführlich besprechen; er betrifft eine Kolonie von *fusca fusca* aus Böhmen, die ich seit 1908 besitze. Das Ameisenvolk zählte im Sommer 1910 3 Königinnen und zahlreiche Arbeiterinnen; es wohnte in einem künstlichen Nest aus Zinkblech mit Erde (ein modifiziertes Lubbock-Nest), das mittels eines dünnen Glas- und Kautschukschlauches mit einem leeren gewöhnlichen Lubbock-Nest verbunden war, welches als „Außenwelt" fungierte.

In jene „Außenwelt" wird am 13. Juli ein entflügeltes *Polyergus*-Weibchen eingeführt. Die *fusca*-Arbeiterinnen verlassen die Außenwelt und beginnen die Verbindung mit dem eigentlichen Nest zu verstopfen; das Weibchen in der Außenwelt, das vorher aufgeregt war, wird ruhig; man sieht 1 oder 2 Arbeiterinnen in der Außenwelt. Das gleiche sieht man am Vormittag des 14. Juli.

Am 14., 1 Uhr nachmittags, ist das Weibchen in das Nest eingetreten; es wird von mehreren Arbeiterinnen lebhaft angegriffen, aber die Erde verhindert, die Einzelheiten des Kampfes zu verfolgen; die Ameisen des Nestes sind höchst aufgeregt.

$2^1/_2$ Uhr. Die Ameisen sind wieder ruhig; ich schließe daraus, dass das *Polyergus*-Weibchen tot ist.

$6^3/_4$ Uhr. Ein anderes *Polyergus*-Weibchen wird von mir in die Außenwelt eingeführt; es wird von 2 Arbeiterinnen schwach angegriffen. Um 7 Uhr tritt es in den Schlauch ein, verfolgt von einer Arbeiterin; es begegnet welchen in dem Schlauch selbst und wird bei der Ankunft im Nest von vielen Ameisen angegriffen.

Am Vormittag des 15. haben die *fusca*-Arbeiterinnen ihre 3 Königinnen und einen bedeutenden Teil der Brut in die Außenwelt transportiert. Ich lasse die obere Glasscheibe des Nestes, die von Erde unrein und dadurch fast undurchsichtig geworden ist, durch eine saubere ersetzen. Ich finde die beiden *Polyergus*-Weibchen tot und mit durchtrenntem Hinterleib.

Ich machte auch einen Versuch mit meiner künstlichen *Polyergus*-Kolonie, welche aber noch keine fertigen *Polyergus*-Arbeiterinnen besaß. In die Außenwelt setzte ich ein fremdes *Polyergus*-Weibchen; es wird, wie gewöhnlich, von den *fusca*-Arbeiterinnen angegriffen. Es geht in den Schlauch hinein und tritt in die Kammer 3 des Nestes, wo es große Verwirrung verursacht; kehrt in die Außenwelt zurück, dann wieder in das Nest, und wiederum in die Außenwelt, wo ich es fange. Während jener Gänge ist es wiederholt angegriffen worden und hat sich gewehrt, manche Arbeiterin tötend.

Ich wollte das Wertvollste meiner künstlichen Nester der Gefahr der Vernichtung nicht aussetzen und den unterbrochenen Versuch nicht wiederholen.

Schlüsse und Fragen.

Die Gründung neuer *Polyergus*-Kolonien kann zweifellos (wie in meinen beiden gelungenen Versuchen) infolge des Eindringens eines oder mehrerer befruchteter *Polyergus*-Weibchen in ein Nest der *Formica fusca* oder einer Unterart derselben stattfinden. Das eingedrungene Weibchen, wenn es nicht etwa von den feindlichen Arbeiterinnen daran verhindert wird, geht unmittelbar zum Aufsuchen der regelrechten Königin des Nestes; hat es sie entdeckt, so sucht es sie mit seinen dolchförmigen Mandibeln anzugreifen und zu ermorden. Die Arbeiterinnen werden erschreckt durch diese unerwartete Gewalttat, und die Heftigkeit ihrer Angriffe nimmt ab; wenn der Tod der Königin gesichert ist, adoptieren sie das fremde Weibchen.

Ich glaube, dass die Janet-Nester den mörderischen Absichten des *Polyergus*-Weibchens, wegen ihrer Einfachheit, vorzugsweise günstig sind, während die natürlichen Nester ein Labyrinth von Stollen, Sälen und Gängen bieten, in welchen es leicht wird, einen falschen Weg zu betreten, und für die *fusca*-Arbeiterinnen vielfache Gelegenheit zum Angreifen und Töten des Fremdlings.

Der vorjährige Versuch, in welchem 2 *Polyergus*-Weibchen getötet wurden, nachdem sie zwar in das Nest eingedrungen waren, aber ohne zu den Königinnen angekommen zu sein, ist treffend. Ich will noch bemerken, dass das Nest durchaus nicht kompliziert war und von derselben Unterart bewohnt (*F. fusca fusca*), der die künstlichen *Polyergus*-Nester 1908 und 1909 zu bilden benutzt wurde.

Meines Erachtens stößt die Gründung einer natürlichen Kolonie von *Polyergus* auf außergewöhnlichen Schwierigkeiten. Das Gelingen des Unternehmens hängt von einer Reihe von Verhältnissen, die sich selten ereignen, ab.

Die *F. fusca* und ihre Unterarten sind meistens ziemlich furchtsame Ameisen, die leicht vom Schrecken ergriffen und vielleicht vor einem oder mehreren *Polyergus*-Weibchen in die Flucht getrieben werden; auf ihrer Flucht mögen sie die Königinnen und auch einen großen Teil der Brut hinaustragen. Als Beispiel möge wiederum mein lehrreicher Versuch gelten, wo die *fusca*-Arbeiterinnen, nachdem sie 2 Amazonenweibchen getötet hatten, trotz ihres Sieges, das Nest mit Königinnen und Puppen verließen. Ist das überfallene Nest blühend, und demgemäß eine große Anzahl Puppen enthaltend, so werden die Ameisen in einem eiligen Umzug davon genug im Bau zurücklassen, d. h. hinreichend zur Gründung einer neuen Kolonie, welche das oder die *Polyergus*-Weibchen als Königinnen anerkennen werden. Es ist bekannt, dass die vom Kokon entblößten *Formica*-Puppen sich zu Imagines zu entwickeln vermögen ohne Beistand der Arbeiterinnen; und jene Imagines ihrerseits mögen andere Puppen befreien.

Ich spreche diese neue Hypothese über die Gründung der Kolonien der Amazonenameise aus; dieselbe ist der Prüfung durch das Experiment fähig. Selbstverständlich schließt diese Weise der Entstehung die andere keineswegs aus.

Man könnte auch vermuten, dass das *Polyergus*-Weibchen in neugegründete Kolonien (diesjährige oder vorjährige, zusammengesetzt aus der Königin und wenigen Arbeiterinnen) eindringend, günstigere Bedingungen gefunden hätte. Ich habe früher auch diese Ansicht vertreten, aber die Erfahrung mit verschiedenen künstlichen Ameisennestern hat mich eines besseren belehrt. Ich habe nämlich neuerdings behauptet[6]), dass die Ameisen (wenigstens gewisse Arten), wenn sie in geringer Zahl eine Gesellschaft zusammensetzen (die Minimalzahl muss noch durch Versuche bestimmt werden), trotz möglichst günstigen Nahrungsverhältnissen, winzig kleine Arbeiterinnen erziehen. Die *Polyergus*-Kolonie von 1908, welche im Sommer 1909 bloß 2 kleinste Arbeiterinnen zur vollständigen Entwickelung brachte, bietet ein treffendes Beispiel hierfür.

Die erste und wichtigste Bedingung zur Gründung einer lebensfähigen *Polyergus*-Kolonie ist also, dass das Weibchen in ein volkreiches Nest der Gast- oder Hilfsameise sich festsetze. Derart kann die Kolonie ein genügend zahlreiches Heer, bestehend aus kräftigen und widerstandsfähigen Arbeiterinnen bekommen. Dieses gilt für alle Raubameisen, für *Formica sanguinea* wie für *Polyergus*, denn was könnten solche Ameisen wirken ohne eine Schar kräftiger Soldaten?

Diese Bedingung vorausgesetzt glaube ich annehmen zu können, dass der vorbereitende oder (wenn der Ausdruck bevorzugt wird) „kindliche" Zustand einer Amazonenkolonie 2 Jahre dauert:

1. Jahr. Eindringen des *Polyergus*-Weibchens in das Nest der Hilfsameise; das fremde Weibchen wird an der Stelle der von ihm ermordeten echten Königin als solche adoptiert; das *Polyergus*-Weibchen legt vor dem Winter keine Eier.

2. Jahr. An den ersten Tagen des Mai beginnt das Eierlegen; die ersten *Polyergus*-Arbeiterinnen erscheinen Ende Juli, aber die Hilfsameisen lassen sie nicht hinausgehen (wenigstens im künstlichen Nest, und wahrscheinlich ebenfalls im natürlichen); von der ersten Hälfte August an fangen die Arbeiterinnen, welche von den im Juni gelegten Eiern stammen, an, aus der Puppe auszuschlüpfen. Die *Polyergus* werden wahrscheinlich nicht vor Ende August einen Raubzug unternehmen, vielleicht sogar noch später oder überhaupt nicht. Die Bedingungen dürften in natürlichen Nestern günstiger sein als in künstlichen; die Entwickelung der Larven wird schneller

---

6) Einiges über die Ernährung der Ameisenlarven etc. Deutsche Ent. Nat. Bibliothek, Vol. 2, p. 4—6 (1911).

vor sich gehen und die Fruchtbarkeit der Königinnen wird vielleicht erhöht. Ich bin aber der Meinung, dass das zweite Jahr in der Vorbereitung des kleinen Heeres vergehen, welches erst im dritten Jahre fertig sein wird.

Wheeler, Viehmeyer und ich haben vielfach bestätigt, dass die *Polyergus*-Weibchen, gleichgültig ob geflügelt oder entflügelt, befruchtet oder unbefruchtet, in künstlichen Nestern, trotz jeder Sorge, nicht lange leben.

Ich habe die am 9. Juli 1910 gefangenen Weibchen in ein Janet-Nest gesperrt und gab denselben als Pflegerinnen 3 *fusca* aus meinem künstlichen *Polyergus*-Nest zu. Nach kurzem Misstrauen haben die Arbeiterinnen die *Polyergus*-Weibchen freundlich behandelt und dieselben gefüttert. Ich hoffte, dass die Weibchen lange leben würden und dass ich ein, in höchstem Grade künstliches, aber doch interessantes Nest bekommen würde, dessen Bevölkerung an Arbeiterinnen sich durch wiederholte Puppengaben bereichern ließe. Aber es kam anders; alle Weibchen sind schnell gestorben; die 2 letzten habe ich am 18. Juli tot gefunden.

Es bleibt eine offene Frage, warum die 2 Weibchen, die in meinen Versuchen Gelegenheit gehabt haben, Königinnen von *F. fusca* zu ermorden, jetzt noch weiter leben, die erste bereits seit 3 Jahren, die zweite seit 2 Jahren. Sollte die Ursache dieser Langlebigkeit in der Ermordung der *fusca*-Königin oder in anderen unbekannten Verhältnissen gegeben sein?

Nachtrag.

Erstlingszüge des künstlichen *Polyergus*-Nestes.

Im Sommer 1911 habe ich mit meinem künstlichen Nest noch weitere Versuche angestellt; sie betreffen eine, in bezug auf Raub- und Kriegszüge, sozusagen jungfräuliche Kolonie.

Anfang Juli werden die *Polyergus*-Arbeiterinnen auffallend lebhaft. Wenn ich den Honigbehälter wechsle, welcher in der „Außenwelt" steht, greifen sie mich an und beißen sich in meine Finger ein. Sie helfen die Puppen in das Nest zu tragen, die ich ihnen gebe, aber die Hilfsameisen tragen das meiste heim.

1. 17. Juli. Um $3^1/_2$ Uhr nachmittags lasse ich das Nest (mit der Außenwelt) in einen Weg des Gartens tragen, wo ein volkreiches Nest der *F. glebaria* sich befindet; die Außenwelt, in welcher sich einige *Polyergus* befanden, ungefähr ein Dezimeter von dem Haupteingang des *glebaria*-Nestes. Die Glasscheibe, welche den Deckel der Außenwelt bildet, wird aufgehoben.

Einige *Polyergus* gehen aus; sie werden meist von den *Tetramorium* angegriffen, die zahlreich im Weg sich vorfinden; einzelne *Polyergus* werden sogar getötet. 4 *Polyergus* dringen einzeln in das *glebaria*-Nest, aber sie kommen nicht wieder heraus. Es gehen

keine *Polyergus* mehr aus dem künstlichen Nest. Ich schließe den Versuch um $4^1/_2$ Uhr.

2. 8. August. In eine weite Forel'sche Gipsarena (der Apparat ist ungefähr nach dem Modell Janet's[7]) gebildet, aber aus Zinkblech statt aus Holz), stelle ich das *Polyergus*-Nest; die „Außenwelt" ist entfernt worden, und das Nest steht mit dem weiten Raum der Arena durch einen Kautschukschlauch in Verbindung.

In derselben Arena steht ein geschlossenes Janet-Nest, enthaltend eine Anzahl Puppen und 10 *glebaria*-Arbeiterinnen (wir wollen es „*glebaria*-Nest" nennen).

Einzelne *Polyergus* und Hilfsameisen wandern durch die Arena.

9. August, Nachmittag. Nachdem sich die *Polyergus* an die Arena gewöhnt haben, verstelle ich etwas die Glasplatte, welche die dritte Kammer des *glebaria*-Nestes deckt. Damit ist ein schmaler Spalt offen geworden, durch welchen die Ameisen aus- und eingehen können.

Ein *Polyergus* entdeckt das *glebaria*-Nest; er streitet mit den *glebaria*-Arbeiterinnen, welche die Puppen hüten, raubt eine Puppe und trägt sie an die Mündung des Kautschukschlauches, welcher den Eingang des *Polyergus*-Nestes bildet. Dieselbe Amazone wiederholt den Raub 8—10mal, bis ich das *glebaria*-Nest schließe. Die *glebaria* sind erschrocken, manche sind, die Puppen forttragend, aus dem Nest entflohen.

3. 12. August. Das *glebaria*-Nest, mit neuen Puppen versehen, wird geöffnet wie vorhin. Manche *Polyergus*, die es bei ihren Wanderungen gefunden haben, gehen vereinzelt in dasselbe und tragen Puppen in das eigene Nest. Das *glebaria*-Nest ist die ganze Nacht offen geblieben; die Sklaven des *Polyergus*-Nestes, in das fremde Nest eingedrungen, haben die freien *glebaria* sämtlich umgebracht. Die Amazonen, im Gegenteil, haben in diesem und im vorigen Versuche, nie eine *glebaria* getötet.

4. 22. August, $4^1/_2$ Uhr nachmittags. Ich lasse das *Polyergus*-Nest vor ein mitten in kurzem und spärlichem Grase befindliches kleines Nest von *F. rufibarbis* stellen. Viele *Polyergus* sind in der Außenwelt. Ich öffne dieselbe ein wenig. Einige Amazonen gehen aus und werden auf die *rufibarbis* aufmerksam; letztere greifen die *Polyergus* heftig an: zu zwei oder mehr fallen sie auf einen *Polyergus* und sind fähig, ihn zu töten. Einzelne Amazonen kehren heim. Es entsteht eine heftige Aufregung in der Außenwelt, der ein kleiner Ausbruch (15—20 Amazonen) folgt. 12—15 Amazonen gehen direkt in das *rufibarbis*-Nest; keine kommt wieder hinaus. Die übrigen kehren nach und nach heim. Ende des Versuches $5^1/_2$ Uhr.

---

7) Ann. Soc. Ent. Fr., Vol. 62, p. 476, 1893.

5. 29. August. Die Amazonen sind seit manchen Tagen in der Außenwelt in größerer Anzahl vorhanden. Ich lasse um $3^1/_2$ Uhr nachmittags das Nest in geringer Entfernung eines mäßig großen Nestes der *F. glebaria* ins Gras stellen. Das Gras ist um den Nesteingang kurz geschnitten worden.

Kurz darauf öffne ich die Außenwelt ein wenig. Einige *Polyergus* gehen aus und ein. Nach mehr als einer halben Stunde bemerkt man in der Außenwelt eine immer größere Aufregung; um 4^{30} zieht ein Trupp von ungefähr 60 *Polyergus* in die Wiese. Der Marsch dieses Zuges ist zwischen dem ziemlich hohen Grase mühsam zu verfolgen, aber die Ameisen scheinen sich über 2 m hinaus nicht zu entfernen. Nach und nach kehren einzelne ohne Beute ins Nest zurück. Ich betrachtete den Versuch bereits als total mißlungen, als um 5^{15} eine erneute Bewegung in der Außenwelt entstand: es erfolgte ein neuer Zug. Ungefähr 40 *Polyergus* marschieren direkt gegen einen wenig weiter liegenden Nebeneingang desselben *glebaria*-Nestes, vor welchem das künstliche Nest stand. Sie kommen bald mit Puppen heraus und tragen sie in ihr Nest; nach einiger Zeit gehen sie wieder ins *glebaria*-Nest und bringen neue Puppen hinaus, und so geht es bis nach Sonnenuntergang. Die letzte Amazone kehrte 7^{20} heim. Die *Polyergus* trugen über 450 Puppen, Larven und unreife Ameisen ins Nest. Mein Sohn führte die Rechnung der Beute; nach ein wenig mehr als einer Stunde waren über 360 Puppen hinübergebracht. Wenn wir die Zahl der *Polyergus* auf 60 schätzen, so hat jede einzelne Arbeiterin in einer Stunde 6 Stück geraubt; später ging die Sache viel langsamer.

Die *F. glebaria* griffen anfangs die *Polyergus*, wenn sie zu zweien oder mehr in der Nähe ihres Nestes ihnen begegneten, an. Nach dem siegreichen Raubzug nicht mehr.

In den folgenden Tagen gingen sehr wenige Amazonen in die Außenwelt, obschon in der ersten Hälfte Septembers, ebenso wie im August, heiße Tage vorkamen.

Gewiss hat das kleine Heer meiner Amazonen, trotz der äußerst geringen Dauer des Lebens im Freien, nicht unbedeutende Verluste zu leiden gehabt. Aber, wenn auch infolge der tollkühnen Art der *Polyergus* sich zu benehmen, das Leben des Heeres ernstlich gefährdet würde, würde der Erfolg eines Raubzuges, wie der eben geschilderte, gleichwohl genügen, um das Nest mit Sklaven zu versorgen, und die Larven- und Puppenbrut der *Polyergus*, die Ende August im vollen Gang ist, ausreichen, um die Verluste an Kriegern auszufüllen.

Am meisten interessant, weil völlig neu, ist die kühne Weise der Amazonen, einzeln in die Nester der *Formica* einzudringen; es kostet ihnen meist das Leben, besonders wenn es kleine Arbeite-

rinnen sind, wie es die Ameisen noch wenig bevölkerter junger Nester sind. — Dies ist zweifellos eine Art, Erfahrungen zu sammeln, nach denen sich die Amazonengesellschaft richtet. Aber ist es die einzige Art? und gibt es keine, minder gefährliche Benachrichtigungsweise?

Gibt es wenige Puppen, von wenigen Ameisen gehütet, wie im Versuch 2, so kann eine einzelne Arbeiterin zum Transport genügen, und die Entdeckerin ruft keine Gehilfinnen hinzu.

Soll dagegen viel Brut von einer mehr oder weniger ansehnlichen Kolonie geraubt werden, so wird die Nachricht wenigstens einem Teil des Amazonenvolkes mitgeteilt und ein Raubzug zustande gebracht.

Also verhält sich in diesem Punkt die Amazonenameise wie die meisten anderen Ameisen, die einzeln alles tun, was von einer einzelnen Ameise ausgeführt werden kann, aber die Mitwirkung der Genossen verlangen, wenn diese nötig ist.

Versuch 5 erinnert sehr an eine Beobachtung Huber's[8]). Huber berichtet nämlich über den ersten Raubzug eines (allerdings aus einem natürlichen Neste bevölkerten) künstlichen *Polyergus*-Nestes, auf ein in der Nähe stehendes, freies *fusca*-Nest. Auch hier kamen die Amazonen nach der Rückkehr des eigentlichen Raubzuges nochmals ins *fusca*-Nest und plünderten es gründlich. Weitere Raubzüge desselben künstlichen Nestes verhielten sich wie gewöhnlich.

Versuch 4 lässt eine andere Erklärung zu. Ich vermute, dass es nicht ein Auszug zum Puppenraub, sondern ein Kriegszug war, der allerdings mit Puppenraub geendigt haben würde, falls die Amazonen Sieger geblieben wären. Aber die kleine Schar der letzteren wurde total vernichtet, so dass nicht einmal ein Botschafter übrig blieb, der die Nachricht von der Niederlage bringen konnte, und so blieb das ganze Heer der Amazonen ruhig im Nest.

Den Amazonen scheint es gleichgültig zu sein, ob sie sich in das Nest der viel ungefährlicheren *F. glebaria*, welche nur vereinzelten Arbeiterinnen Gefahr bringen kann oder das der mutigen *F. rufibarbis* hineinwagen. Wie *Polyergus* bei Zusammenkunft mit anderen *Formica*-Arten sich verhält, hatte ich keine Gelegenheit zu erforschen.

Der Grund, weshalb die *Polyergus*-Kolonien in der Umgegend von Bologna als Hilfsameisen einzig und allein *F. glebaria* haben, liegt vor allem in der Häufigkeit letzterer Unterart, aber auch in der Wehrhaftigkeit der *rufibarbis*. Die Kundschafter einer beginnenden *Polyergus*-Kolonie, die es wagen, in ein Nest obiger Ameise einzudringen, kommen gewiss nicht lebend hinaus.

8) Recherches etc. p. 267.

Über den Gaswechsel der Schmetterlingspuppen.

Von F. J. J. Buytendijk (Utrecht).

Der Gaswechsel der Schmetterlingspuppen, von älteren Forschern nur vorübergehend untersucht, hat durch die umfassende Arbeit von Gräfin v. Linden[1]) von neuem ein größeres Interesse erregt. Aus ihrer Untersuchung sollte hervorgehen, dass die Schmetterlingspuppen in einer feuchten, CO_2-reichen Atmosphäre (7—15% CO_2) Kohlensäure assimilieren. Diese Tatsache wurde abgeleitet aus den Gewichtsänderungen und der Elementaranalyse von Puppen, welche in einem derartigen Gasgemisch gelebt hatten. Auch die Gasanalysen zeigten in gewissen Fällen eine Abnahme des CO_2-Gehalts.

E. v. Brücke[2]), welcher diese Untersuchungen einer Kritik unterwarf, glaubte, dass diese Gasanalysen nicht mit genügender Sicherheit gemacht waren. Aus seinen eigenen Versuchen ging hervor, dass die Schmetterlingspuppen noch immer ein wenig CO_2 produzierten, wenn auch das Gasgemisch, in welchem die Puppen lebten, bis 15% CO_2 enthielt.

In ihrer Erwiderung machte Gräfin v. Linden die Bemerkung, dass besonders die Jahreszeit und damit der Zustand der Puppen in Betracht gezogen werden muss. Es sollten die Puppen nur während eines Teiles ihrer Entwickelung die Fähigkeit besitzen, CO_2 zu assimilieren.

Ich hatte Gelegenheit, in den Monaten Februar—April 1911 im zoologischen Garten der Königlich. Zoölogisch. Gesellschaft Natura Artis Magistra in Amsterdam Versuche über diese Frage anzustellen und konnte verschiedene Puppenarten benutzen, auch von tropischen Schmetterlingen.

In gläsernen Röhren waren die Puppen auf einem Metallgitter ausgebreitet. Nach bestimmten Zeiträumen konnten Luftproben aus den Röhren genommen und analysiert werden. Die Atmosphäre, in welcher die Puppen sich befanden, war mit Wasserdampf gesättigt.

Die Versuchsreihen beziehen sich auf Puppen, welche im Insectarium bei ungefähr 20° C. gehalten worden waren und es wurden nur die zusammen untersucht, welche um dieselbe Zeit zu Puppen geworden waren.

Man sieht aus diesen Tabellen (I), dass die CO_2-Produktion immer weiter geht, auch wenn die Luft 6—16% CO_2 enthält. Wohl wird die CO_2-Produktion weniger, aber auch der CO_2-Verbrauch nimmt unter Umständen noch mehr ab wie die CO_2-Abgabe. Ich muss mich also auf Grund von diesen Versuchen wohl der Meinung von

1) Gräfin v. Linden. Arch. f. Phys. u. Anat. Phys. Abt. 1906, Suppl. S. 1—108, idem. 1907, S. 162—209.

2) E. v. Brücke. Arch. f. Phys. u. Anat. Phys. Abt. 1908, S. 431—445.

Tabelle I.

Phalera bucephala-Puppen.

Gehalt der Luftprobe an CO_2	Temperatur	CO_2 pro Stunde berechnet pro 1 kg Tier	O_2 pro Stunde berechnet pro 1 kg Tier
0,6 %	15° C.	50,6 ccm	140 ccm
0,6 „	17,5° „	70 „	142 „
0,9 „	20° „	75 „	91,6 „
2,1 „	16° „	21,5 „	38,5 „
4 „	18° „	28 „	42,1 „
4,7 „	18° „	26 „	37 „
6,1 „	20° „	33,6 „	58 „
	Sphinx ligustri-Puppen.		
3,1 %	18° C.	21,5 ccm	28,3 ccm
7,6 „	19° „	23,6 „	25,4 „
	Deilephila euphorbiae.		
4,6 %	19° C.	53,7 ccm	81 ccm
16,6 „	19° „	34 „	40,2 „

E. v. Brücke anschließen. Es lag aber noch immer die Möglichkeit vor, dass diejenigen Schmetterlingspuppen, welche in einem Kokon leben, zu einer CO_2-Assimilation fähig sind. Es ist mir aber auch bei solchen Puppen nicht gelungen, eine CO_2-Aufnahme oder auch nur eine beträchtlich geringere CO_2-Abgabe nachzuweisen. Die Versuche wurden wie die oben beschriebenen angestellt.

Tabelle II.

Sania acropio.

Gehalt der Luftprobe an CO_2	Temperatur	CO_2 pro Stunde berechnet pro 1 kg Tier	O_2 pro Stunde berechnet pro 1 kg Tier
0,7 %	16° C.	nicht bestimmt	21 ccm
1,4 „	18° „	5,6 ccm	11,4 „
1,6 „	22° „	6,8 „	14,4 „
10,6 „	18° „	6,1 „	15,4 „
	Phylosamia cynthia.		
1,3 %	18° C.	18,7 ccm	31,6 ccm
2 „	22° „	15,9 „	21,2 „
10,1 „	24° „	17,1 „	30,3 „

Etwas sehr auffallendes ist, dass diese Puppen viel geringeren Gaswechsel haben wie die ohne Kokon lebenden Puppen, welche hier untersucht sind. Es bedarf natürlich einer näheren Untersuchung, um festzustellen, inwieweit diese Erscheinung an allen

Kokonpuppen auftritt. Der geringere Gasaustausch ist aber nicht bei *Samia acropio* und *Phylosamia cynthia* an die Anwesenheit der Kokons geknüpft, denn die aus der Umhüllung genommenen Puppen ergaben ungefähr gleiche Werte wie dieselben Puppen vorher in ihren Kokons. Weiter kann man aus den Tabellen I und II sehen, dass die Atmung der in Tabelle I untersuchten Puppen viel stärker vom CO_2-Gehalt der Luft beeinflusst wird wie die der Kokonpuppen der Tabelle II. Inwieweit man auch hier mit Allgemeinerscheinungen zu tun hat, kann nur aus einer Untersuchung vieler Puppenarten hervorgehen, wozu ich bis jetzt keine Gelegenheit gefunden habe. Dem Direktor vom Konink. Zoöl. Gen. „Natura Artis Magistra" danke ich auch an dieser Stelle herzlichst für die freundliche Überlassung des wertvollen Materials.

Ultramikroskopische Studien über Geifselbewegung.

Von Vladimír Úlehla.

I. Einleitung.

Die Schwimmbewegungen bei Zoosporen und Flagellaten wurden zum erstenmal von Naegeli („Ortsbewegungen der Pflanzenzellen") 1860 eingehend untersucht. Er zeigte, dass die Bewegungsbahn dieser Zellen bei konstanten Außenbedingungen immer dieselbe ist und dass sie durch äußere Einflüsse gesetzmäßig verändert wird. Er kannte auch schon die Geißeln[1]) und zeigte, dass die Schwimmbewegung mit deren Tätigkeit zusammenhängt, denn wenn die Geißel ruht, bewegt sich der Körper nicht mehr. Hofmeister (1867) hat die Funktion der Geißeln am besten bewiesen; denn er konnte zeigen, dass von einer Schwärmspore, die beim Ausschlüpfen zufällig in zwei Teile zerrissen wird, nur der mit Geißeln besetzte weiter schwimmen kann.

Später wurde diese Schwimmbewegung von sehr zahlreichen Forschern (z. B. Alexander Braun [1859], Cohn [1853], Pringsheim [1869], Bütschli [1883], Strasburger [1878], Berthold [1886], Pfeffer [1884, 8], Engelmann [1882], Klebs [1892, 96], Rothert [1891], Plenge [1898] u. s. w.) in allen Gruppen pflanzlicher und tierischer Organismen weiter verfolgt. Dabei wurde ein deutlicher Unterschied zwischen Geißeln, Flimmern und Cilien festgestellt, die freilich alle durch viele Übergänge verbunden sind. Der wesentliche Unterschied zwischen Cilien und Flimmern einerseits und zwischen Geißeln anderseits besteht meines Erachtens noch besonders darin, dass die Geißeln viel komplizierterer Tätig-

---

1) Vor ihm haben die Geißeln besonders Dujardin (1835) und Ehrenberg (1835) gesehen und geschildert (zitiert nach Bütschli 1883—1887).

keit fähig sind als die Cilien und Flimmern. Dazu tritt, dass jene wenig, diese aber zahlreich an einer einzigen Zelle sind. Weiter sind diese Modifikationen für natürliche Organismengruppen charakteristisch: die Bewegung mittelst Cilien findet sich bei den Infusorien, mit Flimmern ist das Flimmerepithel der tierischen Organismen bekleidet, die Geißelbewegung tritt bei Zoosporen, Flagellaten und wahrscheinlich bei den Spermatozoiden auf.

Während man durch die älteren Arbeiten, besonders von Purkiňe und Valentin (1835), Valentin (1842), Engelmann (1868, 1879 u. s. w.), und durch die jüngeren von Verworn (1889, 1890, 1901), Lenhossek (1898), Erhard (1910), Hensen (1887) u. s. w. über die Cilienbewegung, Flimmerbewegung und ebenso über die Bewegung der tierischen Spermatozoiden ziemlich im klaren ist, gelang es bisher nirgends, einen klaren Einblick in die Geißeltätigkeit zu gewinnen und die Art der Körperbewegung aus dieser zu verstehen. Das kann man z. B. aus einer vorzüglichen Zusammenstellung von Pütter (1903) ersehen. Dies liegt daran, dass die Geißel beim normalen Schwimmen bis auf die wenigen Fälle der gleitenden Geißeln (z. B. *Peranema*, *Bodo*) sich so rasch bewegt, dass man sie nicht mehr wahrnehmen kann. Umgekehrt, wenn sie so langsam schwingt, dass man sie erkennen kann, findet keine freie Schwimmbewegung statt; entweder kriechen die Organismen (die schon erwähnte *Peranema*; *Bodo*-Arten), oder, wenn es sich um freischwimmende Arten handelt, geben sie ihre Schwimmbewegung auf und zappeln, schwer geschädigt, mühsam voran oder auf der Stelle. Immerhin haben mehrere Autoren auf Grund von Beobachtungen von solchen langsam schwingenden Geißeln Theorien über die Art der Geißelbewegung und deren Einfluss auf den Körper aufgestellt. Die durchdachteste davon, die auch den größten Anklang fand, ist diejenige von Bütschli; ihr hat sich in der jüngsten Zeit auch Reichert (1909) angeschlossen. Da sie neben anderen Möglichkeiten, die sich bei Betrachtung der Geißelbewegung ergeben, bei Pfeffer kurz zusammengefasst ist, lassen wir die diesbezüglichen Zeilen aus dem letztgenannten Autor hier folgen (Pfeffer, Physiol. II, 1904, S. 706):

„Bei dieser“ (d. h. der Cilienbewegung) „wird dadurch, dass sich die in einer Ebene schwingenden Wimpern schnell rückwärts schlagen und dann langsamer in die Ausgangslage zurückkehren (also in analoger Weise wie durch die entsprechende Bewegung eines Ruders), die Vorwärtsbewegung des Organismus erzielt. Es ist leicht einzusehen, dass mit einer solchen Mechanik eine Drehung des Schwärmers um die eigene Achse nicht verknüpft sein muss, dass aber eine solche Drehung sowohl durch die Körperform des fortbewegten Objektes, als auch durch die Richtung und den Modus der Cilienbewegung verursacht werden kann.

Bis dahin ist nicht sichergestellt, ob die typische Flimmerbewegung bei vegetabilischen Schwärmern vorkommt. Bei diesen sowie auch bei der Mehrzahl der animalischen Schwärmzellen scheint sich vielmehr zumeist eine jede Geißel in den aufeinanderfolgenden Zonen sukzessive in der Weise zu krümmen, dass sie in ähnlicher Weise eine schraubenförmige Wellenbewegung ausführt, wie ein Tau, durch das man vermittelst geeigneter Schwingungen oder Stöße Spiralwellen schickt (Bütschli). Eine solche Bewegung macht natürlich in der Gesichtsfeldebene des Mikroskops den Eindruck eines wellenförmigen Hin- und Herschlängelns, das entweder nur in dem apikalen Teile oder auch in der ganzen Geißel ausgeführt wird. Jedoch lässt sich in vielen Fällen (insbesondere nach Verlangsamung der Bewegung durch Übertragung in niedere Temperaturen oder in ein zähflüssiges Medium) der spiralwellige Verlauf der Geißelbewegung deutlich erkennen. Zuweilen wird von einer Geißel[2]) eine ansehnliche transitorische (oder bleibende), schraubenförmige Kontraktion vollbracht. Außerdem gibt es Geißeln[2]), die augenscheinlich, sei es mit oder ohne spiralwellige Bewegung, Kegelschwingungen ausführen (d. h. kreisförmige oder elliptische Kegelflächen beschreiben). Bei den Peridineen scheint die eine Geißel wesentliche Kegelschwingungen, die andere spiralwellige Bewegungen zu machen (Schütt, l. c.). Beachtet man ferner, dass der Bewegungsmodus der Geißeln[2]) zuweilen in sehr auffälliger Weise durch die Außenbedingungen modifiziert wird, so hat man um so mehr Grund zu der Annahme, dass der Bewegungsmodus nicht immer derselbe zu sein braucht[3])."

„Es bedarf keiner besonderen Erörterungen, dass durch die spiralwellige Bewegung der Geißel[2]) oder der Geißeln[2]), in analoger Weise wie durch die Umdrehung der Schiffsschraube, eine Vorwärtsbewegung und zugleich eine Komponente gewonnen werden kann, die den Schwärmer um seine eigene Achse zu drehen sucht. Ebenso wie bei der Schiffsschraube wird aber auch durch den Wechsel der Umdrehungsrichtung der Geißeln bewirkt werden können, dass der motorische Apparat den zu bewegenden Körper nachzieht oder vor sich hertreibt. Außerdem würde durch eine geeignete rhythmische Wiederholung von Kontraktionen oder von Kegelschwingungen eine Schwimmbewegung des Schwärmers erzielbar sein. Eine derartige Bewegung wird natürlich nicht durch eine einzelne Kontraktion oder Wellenbewegung verursacht, die aber z. B. dann, wenn die Geißel einen festen Stützpunkt findet, ausreicht, um ein Fortstoßen des Schwärmers zu bewirken. Unter

2) Pfeffer sagt „Cilie".
3) Gesperrt von mir.

diesen Bedingungen kann auch ein wiederholtes Schnellen sowie ein stoß- oder sprungweises Fortbewegen des schwärmenden Organismus zustande kommen."

In dem zitierten Passus empfiehlt Pfeffer ein Übertragen der Schwärmer in ein zähflüssiges Medium oder Temperaturerniedrigung, um die Bewegung studieren zu können, außerdem empfiehlt er in einer Anmerkung Momentaufnahmen. Von anderen Forschern wurde die sogen. „Tuschemethode" angewandt, die für den Nachweis der Bakteriengeißeln in neuester Zeit von Burri (1909) empfohlen wird.

Von der Verwendung einiger dieser Methoden soll später gelegentlich gesprochen werden, ebenso von ihrem gemeinsamen Nachteil, dass sie die Bewegung der Geißel verlangsamen, z. T. direkt erschweren.

Für mich kam in erster Linie eine ganz andere Methode in Betracht, nämlich die Dunkelfeldbeleuchtung mit Hilfe des Siedentopf'schen (1908) Paraboloidkondensors, die ja bekanntlich gestattet, kleine, dem gewöhnlichen Mikroskop nicht mehr zugängliche Objekte sichtbar zu machen. Dieser Methode haben sich bisher nur wenige Forscher bedient. Über die Geißeln der Bakterien erschien im Jahre 1909 eine sorgfältige, aber zu sehr theoretisierende Arbeit von C. Reichert, der in demselben Jahre eine andere über Zopfbildung der Spirillumgeißeln von Franz Fuhrmann folgte. Einige Andeutungen über Flagellatengeißeln finden sich in Gaidukow's Abhandlung über das Ultramikroskop 1910.

Auf Empfehlung von Herrn Prof. Dr. Ludwig Jost unternahm ich das Studium des Zusammenhanges zwischen der Körper- und der Geißelbewegung bei den verschiedenen geißeltragenden pflanzlichen Organismen. Es handelte sich bei meinen Untersuchungen nicht nur um die typische Schwimmbewegung, sondern auch um die Reizreaktionen, die „Fluchtreaktionen", über welche letztere wir seit kurzem eine zusammenfassende Darstellung aus der Feder von Jennings (1910) besitzen. Über die Resultate, die ich bei diesen Studien erzielt habe, soll in dieser Arbeit berichtet werden.

II. Methode der Dunkelfeldbeleuchtung.

Die Konstruktion des Paraboloidkondensors von Zeiß, den ich zu meinen Beobachtungen verwendete, setze ich als bekannt voraus. Es wird mittelst dieses Kondensors ein vollkommen dunkles Feld geschaffen, in dem nur die Objekte leuchtend erscheinen. Zur Beobachtung wurde ein Trockensystem Apochromat 3 mm von Zeiß mit der nötigen Aperturblende und die Komp. Okul. Nr. 4, 8, 12, 18 gebraucht. Als Beleuchtungsquelle diente mir eine kleine Bogenlampe von Leitz, die mit 4 Ampère brennt (Leitz, Katalog 43 D, Nr. 105). Die Lampe wurde in einen Wechselstrom einge-

schaltet. Sie lieferte eine sehr hohe Lichtintensität, erzeugte aber auch viele Wärmestrahlen, die auf die Objekte im Präparat tödlich wirkten. Sie wurden deswegen in einer Küvette mit $FeSO_4$-Lösung (nach Pfeffer, 1900) abgefangen. Die Eisensulfatlösung schwächt etwas die Lichtintensität, doch bleibt diese noch hoch genug. Als Immersionsflüssigkeit zwischen dem Objektträger und dem Kondensor benutzte ich zuerst Zedernöl, später, nach einem Vorschlag von Dr. Siedentopf (1910), Wasser.

Was die Präparatenherstellung anbelangt, so ist es bekannt, dass man zu jeder ultramikroskopischen Beobachtung sehr reine Gläser braucht. Ich habe, wie üblich, die Objektträger und Deckgläser in heißer Chromschwefelsäure gereinigt, dann mit Wasser, endlich mit Alkohol (in diesem konnten die Deckgläschen auch aufbewahrt werden) und abermals mit Wasser gespült und mit einem Leintuch getrocknet. Die Gläschen wurden dadurch für meine Zwecke genügend rein, ich musste also die umständlichere Methode, die Siedentopf (1910) für das Studium der Kolloide empfiehlt, nicht anwenden. Die Gläser habe ich schließlich noch mit einem reinen Pinsel abgewischt. Auf einem so gereinigten Objektträger habe ich einen sehr kleinen Tropfen der Kulturflüssigkeit aufgetragen. Nach dem Überdecken mit dem Deckglas bekam ich eine sehr dünne Wasserschicht, wie sie für solche Beobachtungen bekanntlich nötig ist. Wurden größere Objekte untersucht, z. B. *Euglenen* oder *Volvocaceae*, musste ich natürlich die Schicht dicker machen. Dadurch litt die Genauigkeit des Bildes und aus diesem Grund war es unmöglich, z. B. die sicher interessanten Schwärmer der *Vaucheria* zu beobachten. Auch das Beobachten der *Saprolegnia*-Schwärmer misslang, weil ich die ganzen dicken und leuchtenden Hyphen mit Sporangien unter das Deckglas legen musste. Das Deckglas habe ich gewöhnlich mit einem Vaselinring umrahmt, den ich absichtlich nicht dicht machte, da ich nur die Flüssigkeitsströmungen, nicht aber den Sauerstoffaustausch abhalten wollte.

Als Fehlerquellen bei der Beobachtung kommt Unter- und Überkorrektion der Objektive nicht sehr in Betracht, da es sich nicht um die Beobachtung von Strukturen, sondern von Konturen handelt. Trotzdem wurde das Objektiv immer sorgfältig korrigiert. Siedentopf (1908) hat weiter darauf hingewiesen, dass das sogen. Azimut der Beleuchtung eine Fehlerquelle werden könnte. Bei einseitiger Beleuchtung nämlich werden diejenigen Konturen und Striche besonders deutlich sichtbar, „deren Längsrichtung senkrecht steht zur Hauptachse der beleuchtenden Strahlen.“ Ich habe immer Planspiegel benutzt und jegliche schiefe Beleuchtung vermieden; damit wird ein solcher Fehler beseitigt. Auch bei ganz gleichmäßiger Beleuchtung konnten sehr häufig leuchtende Stellen an den Geißeln beobachtet werden. Es wird sich später zeigen, dass sie

durch Kontraktionen des Geißelprotoplasma bedingt sind. Es wächst nämlich nach Siedentopf die Helligkeit einer ultramikroskopischen Struktur mit der sechsten Potenz ihrer Verdichtung, was für unsere späteren Ausführungen von Wichtigkeit ist. Den Herrn Prof. Dr. Ambronn und Dr. Siedentopf möchte ich an dieser Stelle für die vielen liebenswürdigen Ratschläge, die sie mir anläßlich eines Kursus für wissenschaftliche Mikroskopie in Straßburg zuteil werden ließen, meinen aufrichtigen Dank aussprechen.

III. Material und Systematisches.

Über die Gewinnung des Materials wird bei den einzelnen Gruppen berichtet. Zur Untersuchung dienten fast alle Gruppen des Pflanzenreichs, bei denen begeißelte Formen vorkommen.

Es wurden Flagellaten und Bakterien besonders eingehend untersucht, weiter grüne und braune Schwärmer, sowie Spermatozoiden von *Marchantia*. Nicht vollständig gelangten zur Untersuchung *Saprolegnia*- und *Chytridien*-Schwärmer und Spermatozoiden von *Chara*, von denen folglich ebenso wie von den völlig ungünstigen Objekten (*Vaucheria*- und *Oedogonium*-Schwärmer, *Volvox*, Schwefelbakterien u. v. a.) in der Schilderung abgesehen werden soll.

Obwohl ich manche von den untersuchten Arten (das gilt vorzüglich für Flagellaten) mit den schon beschriebenen nur unvollkommen oder gar nicht identifizieren konnte, will ich doch an dieser Stelle auf systematische Fragen nicht eingehen. Außer den Originalabhandlungen habe ich mich besonders des Bütschli'schen Werkes bedient, in der letzten Zeit der Lemmermann'schen Bearbeitung der Flagellaten in Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, 1910, der ich in der Begrenzung der Familien gefolgt bin.

IV. Eigene Beobachtungen.

Es sollen die Beobachtungen an den verschiedenen Sippen in folgender Reihenfolge beschrieben werden:

A. *Flagellata*,
B. *Bakterien*,
C. *Chlorophyceae*,
D. *Phaeophyceae*,
E. *Hepaticae*,

wobei bei der Reihenfolge praktische Gründe den Ausschlag geben.

A. *Flagellata*[4]).

Viele Flagellaten wurden aus faulenden Pflanzenaufgüssen gewonnen, andere wurden in den Lachen und Tümpeln in der Um-

4) Siehe Seligo (1882), Kent (1880—1882), Bütschli (1883—1887), Senn (1900), Lemmermann (1910), Blochmann (1895).

gebung von Straßburg gefunden, Reinkulturen habe ich nicht angelegt, sie sind bekanntlich bei den Flagellaten sehr schwierig, fast unmöglich und bisher nur selten erzielt worden, nämlich von Zumstein (1900) bei *Euglena* und von H. Mayer (1897) bei *Monas* und *Ochromonas*. Ich habe besonders Arten untersucht, die in vielen Individuen auftraten, der Schwierigkeiten bei der Präparatenherstellung wegen. Auch lehrte mich die Erfahrung, dass solche Arten die Dunkelfeldbeleuchtung besser vertragen als die sporadisch auftretenden, empfindlicheren Arten.

1. Gruppe: *Protomastigina.*

Familie *Monadaceae*[5]). Gattung *Monas*.

Der Körper ist eine einfache Zelle ohne feste Hülle daher häufig amöboid. Beim Schwimmen nimmt er seine normale Gestalt an,

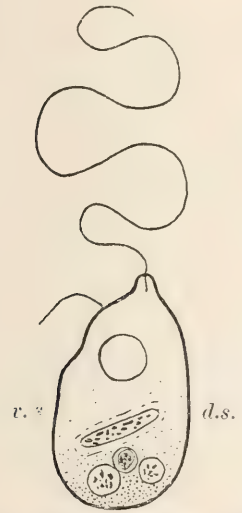


Abb. 1. *Monas vivipara.* Liegendes Individuum im Dunkelfeld. Geißel sichtbar.

Abb. 3. *Monas cordata.* Schwimmendes Individuum. Lichtraum in der Profilansicht, abwechselnde Einkrümmungen zeigend.

er ist dann je nach der Art kugelig, oval, birnförmig, dreieckig u. s. w. Man unterscheidet an ihm zwei Pole, von denen der eine (Hinterende) zu langen Fäden ausgezogen werden kann, während der andere (Vorderende) mehr oder weniger formenfest ist. Am Vorderende befindet sich eine flache Einsenkung, die „Mundgrube" (Abb. 1), die gewöhnlich keine weitere Differenzierung erkennen lässt. Bei einigen Arten wird sie aber von einer plasmatischen Verdichtung, der sogen. „Mundleiste" oder dem „Mundstrich" durchzogen. Durch die Mund-

5) Über Monaden siehe bei Dangeard (1903) und Senn (1900), besonders aber bei H. Mayer (1897).

grube wird eine Bilateralität des Körpers bedingt, man kann eine ventrale (*v. s.*) und eine dorsale (*d. s.*) Seite unterscheiden (vgl. Abb.). An der Mundgrube sind die beiden für die Gattung charakteristische Geißeln inseriert, eine lange Schwimmgeißel und eine ganz kurze Nebengeißel.

Die freie Schwimmbewegung geschieht unter Rotation um die Längsachse, die je nach der Art rasch oder langsam sein kann.

Beobachtet man ein schwimmendes Individuum von *M. obliqua* im Dunkelfeld (Abb. 2, *a—d*), so ist von der Geißel selbst nichts zu sehen. Dagegen erblickt man an ihrer Stelle, dem Körper vorangehend, zwei leuchtende, symmetrisch verlaufende Striche, die sich

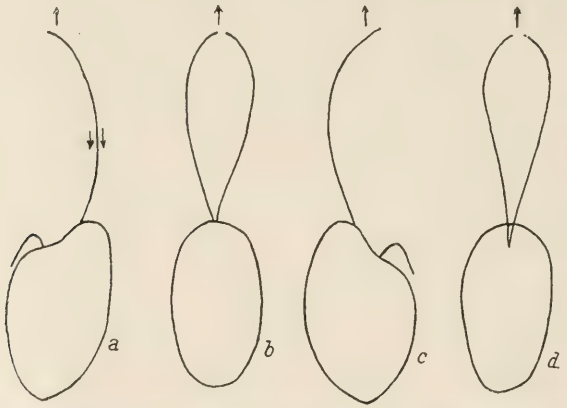


Abb. 2 *a—d*. *Monas vulgaris*. Schwimmendes Individuum im Dunkelfeld. Lichtraum mit Seitenkonturen sichtbar. Die Hauptansichten, die während einer Umdrehung zustande kommen.
a) Profilansicht; *b*) Flächenansicht von der Dorsalseite — konvexe Fläche nach oben; *c*) Profilansicht; *d*) Flächenansicht; von der ventralen Seite — konkave Fläche nach oben.

als seitliche Begrenzungen eines weniger hellen Raumes ergeben, den wir „Lichtraum" nennen wollen. Während der Körper des Flagellaten eine Umdrehung um die Längsachse macht, sehen wir diesen Lichtraum die Veränderungen ausführen, deren vier Hauptphasen in Abb. 2 dargestellt sind. Man sieht also in der Dorsal- und Ventralansicht den Lichtraum wie geschildert, dagegen in der Seitenansicht (Abb. 2 *a* u. *c*) als eine schmale Sichel. Wir wollen erstere Flächenansicht, letztere Profilansicht nennen. Die Querschnitte des Lichtraumes müssen Ellipsen sein, deren Längsachse von der Basis der Geißel an bis zur Mitte sukzessiv zunimmt und sich dann wieder verkleinert. Während die Seitenkonturen des Lichtraumes an der Basis von einem Punkt ausgehen, berühren sie sich an der Spitze nicht. In der Profilansicht ergibt sich eine ziemlich gleichmäßige Krümmung, deren Konkavseite der Mund-

grube zuschaut; nur die äußerste Spitze ist schärfer gebogen. Bei *Monas obliqua* ist dieser Lichtraum ganz starr nach vorn gerichtet, bei anderen Arten kann er eine etwas andere Gestalt haben, so nämlich, dass auch die Flächenansicht schmal erscheint und bei diesen Lichträumen (besonders bei langgeißeligen Arten) sieht man dann, dass sie sich ununterbrochen und rasch etwas ein- und ausbiegen (Abb. 3) in der Profilansicht, ähnlich einem sich abwechselnd etwas mehr und wieder weniger krümmenden Finger.

Beobachtet man ein Individuum von *M. obliqua* längere Zeit, so wird es durch das intensive Licht allmählich geschädigt und statt des „Lichtraumes" erscheint jetzt (während die Vorwärtsbewegung stark verlangsamt oder ganz sistiert wird) eine noch immer lebhaft „schlängelnde" Geißel. Es ist also klar, dass der Lichtraum weiter nichts ist als die Summe aller Lagen der Geißel, die von unserem Auge einzeln nicht mehr wahrgenommen werden können, weil sie zu rasch aufeinanderfolgen. Die Geißel umschreibt demnach bei normalem Schwimmen nicht etwa einen Rotationskörper, sondern den oben geschilderten Raum, der manchmal zu einer Fläche zusammengedrückt werden kann.

Über die kleine Geißel wollen wir nur berichten, dass sie während des Schwimmens entweder dem Körper anliegt oder langsam hin- und herpendelt. Sie kann also nicht wesentlich zu dem normalen Schwimmen beitragen.

Auf alle Reize, vor allem auf starkes Licht, reagieren die Monaden, so wie das Jennings (1900) z. B. für *Chilomonas* oder *Euglena* geschildert hat, durch Verlangsamung der Bewegung und durch Änderung der Richtung eventuell bis zu 180°. Wir wollen im folgenden die einheitliche Terminologie von Jennings benutzen und alle Antworten auf Reize als „Fluchtreaktionen" bezeichnen, diese dann in „Probierreaktion" und in „Schreckreaktion" einteilen. Beide können „positiv" oder „negativ" im Sinne der früheren Autoren ausfallen, sind aber durchweg darauf zurückzuführen, dass eine Annäherung an das Optimum keine Reaktion hervorruft, wohl aber eine Entfernung von demselben. Wegen anderer Terminologie siehe besonders Rothert (1891) und Pfeffer (1904), Physiol. II.

Mit allen diesen Fluchtreaktionen hängt je eine typische Veränderung des Lichtraumes zusammen, die zum Teil der ähnlich sind, die bei dem Vorwärtsschwimmen der langgeißeligen Arten erwähnt wurde; aber doch sind sie nicht mit dieser zu verwechseln.

Intensivere oder anhaltende Beleuchtung erweitert den Lichtraum im allgemeinen. Langgeißelige Arten erweitern die Profilansicht (Abb. 4, 5), kurzgeißelige die Flächenansicht. Als Beispiel eines in der Flächenansicht erweiterten Lichtraumes sei *Monas*

marina genannt, die in anderen Fällen aber auch die Profilansicht erweitern kann.

Die Abb. 6 *a*, *b* zeigt die Verbreiterung der Flächenansicht, sie zeigt auch, dass in der Profilansicht eine Veränderung eintritt, nämlich eine stärkere Krümmung. Das Individuum, das vorher annähernd geradlinig schwamm, macht infolgedessen unter Verlust der Rotation breite Kreise in der Ebene des Präparats. Diese sind als nieder-

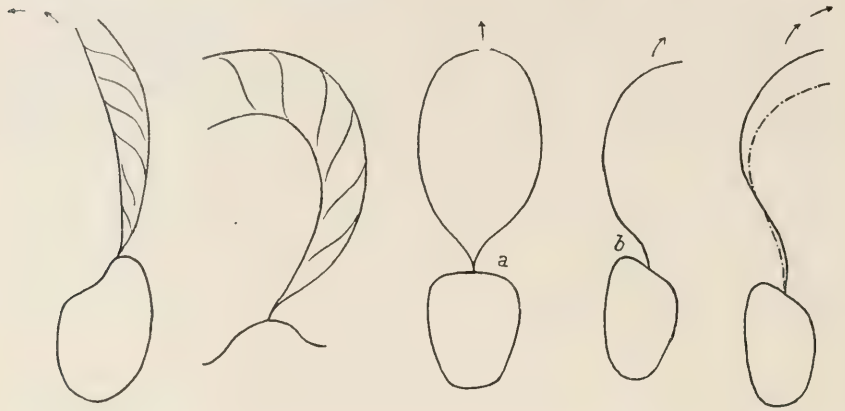


Abb. 4. Abb. 5. Abb. 6 *a*—*b*. Abb. 7.

Abb. 4—5. *Monas vivipara*. Erweiterte Profilansicht des Lichtraumes; zwischen beiden Seitenkonturen Lichtlinien sichtbar.

Abb. 6 *a*—*b*. *Monas marina* n. sp. Erweiterung des Lichtraumes in der Flächenansicht (Abb. *a*). Die Profilansicht (Abb. *b*) bleibt strichförmig, wird aber stärker eingekrümmt.

Abb. 7. *Monas marina* n. sp. Ein Individuum breit kreisend in der Richtung der Pfeile. Übergang aus der Profil- in die Flächenansicht durch Rotation.

gedrückte Schraubenbahnen aufzufassen. Wenn eine teilweise Rotation doch gelingt, resultiert eine Bewegung in Halbkreisen, die sich in Wellenform aneinander anschließen. In beiden Fällen (bei Bewegung „in weiten Kreisen“ und in Halbkreisen hängt mit der Erweiterung des Lichtraumes eine Erweiterung des Bahnquerschnittes zusammen. Die Wellenbahn wird so verfolgt, dass die konkave Seite des Lichtraumes (in der Profilansicht gedacht) dem Kreisinnern zugewandt ist (s. Abb. 7). (Fortsetzung folgt.)

Valentin Haecker. Allgemeine Vererbungslehre.

Braunschweig. Friedr. Vieweg & Sohn. 1911. 392 S. Preis 14 Mk.

Haecker gibt in seinem schön illustrierten Buche eine Zusammenfassung des jetzigen Standes der Vererbungslehre, wobei er besonderen Wert darauf legt, die Ergebnisse der Forschung auf

verschiedenen Gebieten in gegenseitige Beziehung zueinander zu setzen. Während andere Verfasser, wie z. B. Bateson, in seinem Werk über das Mendel'sche Prinzip, nur einen begrenzten Teil des Gesamtgebietes von einer bestimmten Fragestellung aus behandeln und in den Weismann'schen Vorlesungen die neueren Ergebnisse der Bastardforschung noch nicht berücksichtigt wurden, finden wir hier einen Gesamtüberblick, der sehr willkommen ist. Auch die de Vries'schen Theorien über die Mutation und die Johannsen'sche Biotypenlehre werden in den Kreis der Betrachtungen gezogen. Die Behandlung ist im allgemeinen eine historische. Historisch ist auch die Einleitung (I). Weiter zerfällt das Buch in noch vier Teile. II. Die morphobiologischen Grundlagen der Vererbungslehre. III. Weismann's Vererbungslehre. Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften. IV. Experimentelle Bastardforschung. V. Neue morphobiologische Vererbungshypothesen.

Für jeden, der nicht imstande ist, die Spezialliteratur auf den verschiedenen Einzelgebieten eingehend zu verfolgen, wird das Buch eine Fülle von Belehrung und Anregung darbieten. Besonders wertvoll scheint die Möglichkeit, sich über die Nach-Weismann'sche Forschung informieren zu können. Das Buch ist klar und übersichtlich geschrieben. Es eignet sich jedoch kaum zur Einführung in das schwierige und weitverzweigte Gebiet. Gerade die objektive Betrachtungsweise und Gegenüberstellung so verschiedener Anschauungen und Hypothesen wird es jedem mit den Grundanschauungen nicht genügend Vertrauten schwer machen, ein Verständnis für die Einzelheiten zu gewinnen. Für diesen Zweck wird es besser sein, sich durch das Studium des Weismann'schen Werkes und eines Spezialwerkes über Mendeln vorzubereiten, die infolge einheitlicherer, wenn vielleicht auch einseitiger Standpunkte, leichter zu lesen sind. Überhaupt gewinnt man aus dem Haecker'schen Buche den Eindruck, dass gerade durch die neue experimentelle Forschung die früheren theoretischen Anschauungen in der Vererbungslehre von neuem in Fluss gekommen sind und dass verschiedene Autoren versuchen, die divergenten Resultate in Hypothesen und Unterhypothesen auszugleichen. —

In der Einleitung wird kurz der früheren systematischen, klassifizierenden und statistischen Methoden gedacht. Der II. Teil bildet die Grundlage für die Möglichkeit der morphobiologischen Erklärung der Vererbungslehre, wobei die Bedeutung des Kerns und der Kernteilung eingehend gewürdigt werden. Der III. Teil betrachtet die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage der Anschauung von der Nichtvererbbarkeit erworbener Eigenschaften. Diese lässt sich für die einseitigen Lamarck'schen Abänderungen in vollem Maße aufrecht erhalten. Allseitige Abänderungen sind jedoch in verschiedenen Fällen, wofür interessante Beispiele besprochen werden, als

sicher vererbbar zu betrachten. Hier muss man also zu der Anschauung gelangen, dass nicht nur die somatischen, sondern auch die Keimzellen in die von außen wirkende Beeinflussungssphäre gezogen werden. — Weiter wird hier der Ausbau der Weismann'schen Vererbungslehre und ihre Kritik durch O. Hertwig besprochen. Im IV. Teil kann man sich gut über die Mendel'schen Gesetze und ihre theoretische Tragweite informieren. Die scharfe Unterscheidung zwischen den individuellen Abänderungen oder fluktuierenden Variabilitäten und den diskontinuierlichen Abänderungen oder Mutationen, von denen die ersteren nach de Vries exogenen Ursprungs und nicht vererbbar, die zweiten blastogenen Ursprungs und vererbbar sind, soll sich jetzt nicht mehr aufrecht erhalten lassen. Die Grenzen scheinen sich zu verwischen. Sehr interessant sind die praktischen Anwendungen der Mendel'schen Forschung auf die Tierzucht.

Im V. Teile wird zuerst die Individualitätshypothese der Chromosomen besprochen, die aussagt, dass die zu Beginn der Mitose aus der ruhenden Kernsubstanz hervorgehenden Chromosomen die direkte Fortsetzung derjenigen Chromosomen sind, welche nach Ablauf der vorangehenden Teilung in die Entstehung der Tochterzellen eingegangen war. Im Gegensatz zu Weismann nimmt Boveri die Ungleichheit der Chromosomen in bezug auf ihre Funktionen an. Es folgt die Besprechung des Reduktionsproblems, die der Chromosomenhypothesen der Vererbung und die Beziehung von Chromosomen und Geschlechtsbestimmung. Im Schlusskapitel gibt der Verfasser einen Versuch einer Kernplasmahypothese zur Erklärung des Mendelprozesses. Er nimmt an, dass bei Bastarden erster Ordnung, speziell auch in irgendwelchen Zellgenerationen der rein germinativen Keimbahnstrecke Keimwirkungen von zweierlei Art ihren Anfang nehmen und die einzelnen Plasmateile zu determinieren beginnen, so dass in derselben Keimbahnzellen nebeneinander zweierlei Determinate bestehen können. Während bei der Mitose der Kern eine äquationale Teilung der Chromosomen erfährt und demnach die väterlichen und mütterlichen Kernsubstanzen gleichmäßig auf beide Tochterzellen verteilt werden, erhält das Zellplasma der letzteren vorwiegend nur Determinanten der einen Sorte. Um zu erklären, warum die reifen Gameten sich als Entfalter der dominierenden resp. regressiven Anlagen erweisen, muss die weitere Hilfshypothese gemacht werden, dass das infolge eines inäqualen Teilungsprozesses quantitativ ins Übergewicht gelangte regressive Zellplasma seinerseits auf die determinierenden Kernteile zurückwirkt. Die Theorie ist im einzelnen genau ausgeführt.

Hans Pringsheim, Berlin.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. **1. November 1911.** **№ 21.**

Inhalt: **Ulehla**, Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung (Fortsetzung). — **Epstein**, Beiträge zur Kenntnis von *Pleistophora periplanetae* (Lutz und Splendore). — **Jordan**, Die Lebenserscheinungen und der naturphilosophische Monismus. — **Zur Strassen**, Brehm's Tierleben.

Ultramikroskopische Studien über Geifselbewegung.

Von **Vladimír Úlehla.**

(Fortsetzung.)

Als Beispiel für eine langgeißelige Art nennen wir *Monas vivipara*. Die Vergrößerung des kleinen Durchmessers der Querschnittsellipse geht hier so weit, dass fast Kreisquerschnitt resultiert. Bei dieser *Monas* lässt sich besonders deutlich eine weitere Veränderung des Lichtraumes wahrnehmen: eine Biegung zur Seite (Abb. 8). Diese kann andauern, dann dreht sich der Körper auf der Stelle in engen Kreisen, deren Zentrum im Hinterende des Körpers selbst oder wenig dahinter liegt, oder kann momentweise erfolgen, wobei eine Einkrümmung viel rascher, also mit einem Schlag, geschieht. Der Körper dreht sich dann schwungweise um 180° um, was sich wiederholen kann (Abb. 9, *a*, *b*).

Es kann der Lichtraum weiter so gebogen werden, dass die Bewegungsrichtung ungefähr eingehalten wird, die Geschwindigkeit aber abnimmt. In einem extremen Fall, der bei *Monas obliqua* beobachtet wurde, blieb das Individuum bei bestimmter Gestalt des Lichtraumes still stehen und machte nur momentweise Zuckungen, wenn Änderungen in der Abbiegung des Lichtraumes erfolgten (Abb. 10, *a*—*c*).

Bei sehr langen Geißeln der *Monas amoebina* u. s. w. kann man eine Teilung des Lichtraumes beobachten, wie das die Abb. 11, *a—d* zeigt. Dabei treten nicht selten noch Asymmetrien in den Seitenkonturen auf. Die Tätigkeit der Geißel ist nicht mehr normal.

Bei Individuen, die mechanisch (durch Ankleben an das Deckglas, durch Anheften an lange Fäden) an der Vorwärtsbewegung verhindert sind, die sonst durch die normal tätige Geißel zustande kommen würde, kann man den Lichtraum weiter analysieren. Es zeigt sich (z. B. bei *M. marina*) dann, dass manchmal die Seitenkonturen, manchmal das Innere des Lichtraumes (wenn der Lichtraum eben von beiden Ansichten aus erweitert ist) heller leuchtet.

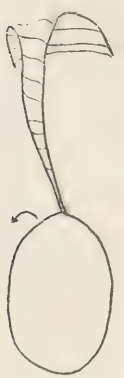


Abb. 8.

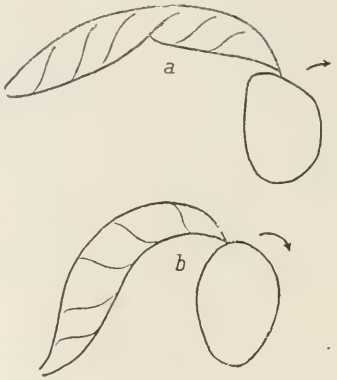


Abb. 9 *a—b*.

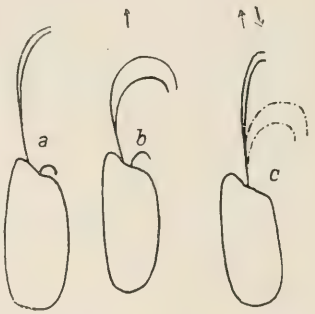


Abb. 10 *a—c*.

Abb. 8. *Monas vipipara*. Plötzliche Abbiegung des Lichtraumes. Flächenansicht von der konvexen Fläche.

Abb. 9 *a—b*. *Monas vivipara*. Biegung des Lichtraumes zur Seite. Profilansicht — Lichtraum erweitert. In *a* mäßigere Biegung, zugleich Lichtraum tordiert; in *b* starke Biegung, Individuum dreht sich schwungweise in der Richtung der Pfeile.

Abb. 10 *a—c*. *Monas obliqua*. *a*) Ein nach vorn schwimmendes Individuum. Lichtraum in der Profilansicht *b*) Dasselbe Individuum, gereizt. Lichtraum stark gebogen, erweitert, Bewegung sehr langsam. *c*) Lichtraum wird abwechselnd vorgestreckt oder gebogen, die Bewegung dementsprechend fortgesetzt oder sistiert, das alles momentweise = Probierreaktion.

Ersteres tritt ein, wenn wir die Profilansicht vor uns haben, letzteres, wenn die Flächenansicht gegeben ist. Wenn die Seitenkonturen hell sind (Abb. 12 *a*), kann man an ihnen abwechselnd hellere und dunklere Strecken unterscheiden, die manchmal sich nur oszillierend verschieben, gewöhnlich aber der Spitze oder Basis des Lichtraumes zu verlaufen. Wenn das Innere des Lichtraumes leuchtet, sieht man ihn (Abb. 12 *b*) von quer verlaufenden, s-förmigen leuchtenden Linien durchzogen, die um eine Mittellage oszillieren. Da es sich bei diesen Erscheinungen nicht um Fehler handelt, die mit dem Azimut der Beleuchtung zusammenhängen, müssen wir schließen, dass diese Lichtstrecken und s-Lichtlinien diejenigen Lagen der

schwingenden Geißel vorstellen, an denen eine Verdichtung ihrer Substanz, also eine Kontraktion erfolgt. Auch bei der Biegung des Lichtraumes der langgeißeligen Formen, die eine Verlangsamung der Bewegung herbeiführt, erscheinen manchmal die s-förmigen Lichtlinien im Lichtraum besonders hell (Abb. 4, 5, 8, 9).

Wir lassen viele an sich sehr interessante Erscheinungen bei der Schädigung und dem Absterben der Geißel an dieser Stelle unberücksichtigt, da sie nach unserer Ansicht keine eindeutige Erklärung bieten können, zumal man in den wirklichen Verlauf der Geißeltätigkeit (also in die Struktur der Geißel) auch im Dunkelfeld keine Einsicht bekommt.

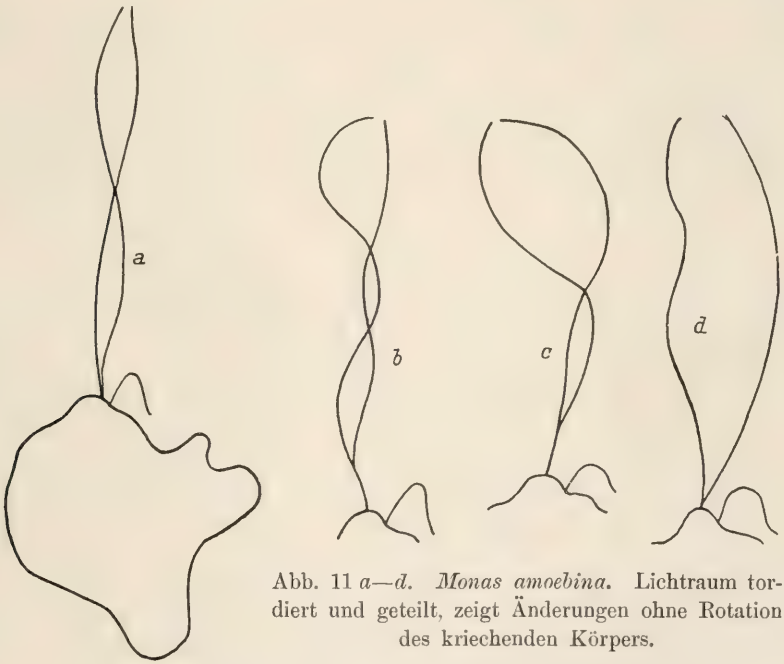


Abb. 11 *a—d*. *Monas amoebina*. Lichtraum tordiert und geteilt, zeigt Änderungen ohne Rotation des kriechenden Körpers.

Nur eins soll hier noch erwähnt werden. Wenn die Geißeltätigkeit allmählich an Intensität nachgibt, verschwinden die Seitenkonturen und eine noch immer lebhaft schlängelnde Geißel tritt zum Vorschein (Abb. 13 *a*, *b*). Sie ist auch nicht in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmäßig hell und es lässt sich manchmal nachweisen, dass die Lichtlinien im Innern des Lichtraumes den leuchtendsten Stellen der Geißel entsprechen (Abb. 13 *b*). Diese Schlängelung kann im Raum oder in der Fläche erfolgen. Die in der Ebene oder einer gekrümmten Fläche verlaufenden Wellen wollen wir Flächenwellen, die im Raum verlaufenden Raumwellen nennen; letztere sind mit den „Spiralwellen“ Pfeffer's identisch.

Aus dem Umstand, dass leuchtende Strecken auch an Flächenwellen zu beobachten sind, darf man schließen, dass sie nicht etwa durch eine zu hohe oder zu tiefe Einstellung zustande kommen.

Man wird auf Grund solcher Wahrnehmungen schließen dürfen, dass auch die normale Geißel, die im Lichtraum verschwindet, doch die gleichen, nur rascher einander folgenden Wellen ausführt.

Mit dem Ausdruck „Wellen" wollen wir einstweilen keine Theorie der eigentlichen Geißelbewegung aufstellen. Er erscheint uns aber passender als der Ausdruck „Schraube", der z. B. von Reichert (1908) im Anschluss an die Theorie Bütschli's angewandt wird.

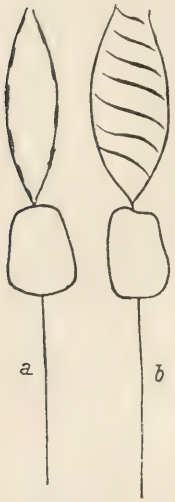


Abb. 12 *a—b.*

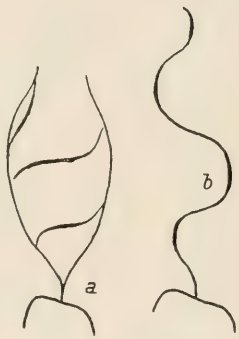


Abb. 13 *a—b.*

Abb. 12 *a—b.* *Monas marina.* Ein an einem langen Faden angeheftetes Individuum, das normal arbeitet.
a) Flächenansicht des Lichtraumes; Seitenkonturen leuchtend, mit abwechselnden helleren und dunkleren Strecken, die der Basis zu sich rasch verschieben.
b) Profilansicht erweitert. Seitenkonturen wenig hell, Lichtraum in der Mitte leuchtend, von oszillierenden Lichtlinien durchsetzt.

Abb. 13 *a—b.* *Monas marina.* Langsam schlagend, Geißel innerhalb des Lichtraumes (bei *a*) sichtbar, in Raumwellen schlagend, ebenso (bei *b*), wo Lichtraum ganz verschwunden. Schwingt langsam und zeigt hellere und dunklere Strecken.

Bütschli (1883) hat — wie schon eingangs erwähnt — die Vorstellung entwickelt, dass die Geißel wie eine Schiffsschraube wirkt. Die Schiffsschraube ist formenfest und schraubt sich durch Drehung der Achse ein oder aus. Da die Geißel keiner drehbaren Achse oder Gelenk aufsitzt, so muss sich die Schraube während der Rotation immer neu bilden und dies geschieht nach Bütschli dadurch, dass eine Kontraktionslinie an ihr dauernd die Peripherie umwandert und die Geißel sukzedan in alle jene Lagen bringt, die auch eine um die Achse sich drehende starre Schraube einnehmen würde. Die wirkenden Kraftkomponenten lassen sich aus dem Prinzip der schiefen Ebene ableiten; die Geißel schraubt sich entweder ein oder aus und zieht im ersten Fall den Körper nach, während sie ihn im zweiten Fall vor sich her stößt. Eine Rotation des Körpers um seine Längsachse ist dann ebenso aus dieser Schraubenbewegung abzuleiten.

Wir lassen es dahingestellt, ob diese Theorie richtig ist oder nicht — eine direkte Bestätigung durch Beobachtung ist ja derzeit nicht möglich —, es sei nur bemerkt, dass eine Schraube, deren **Querschnitt** eine schmale Ellipse, deren **Achse** stark und während der Bewegung **konstant** gebogen ist, als ein während der Drehung sich immer neu bildender Körper kaum vorstellbar erscheint.

Dagegen kann man sich vorstellen, dass durch lokale Kontraktionen, die bei einer Wellenbewegung entstehen, solche Räume, wie wir sie bei *Monas* gesehen haben, durchschwungen werden können. Dass durch lokale Kontraktionen, selbst wenn sie in einer Fläche erfolgen, Stöße, die wie ein Ruderschlag wirken, bedingt werden, ergibt sich aus folgender Beobachtung. Ich sah gelegentlich im Dunkelfeld den Lichtraum einer *Monas marina* sich von einem geschädigten Körper losreißen und in voller Tätigkeit als ein flaches, leuchtendes Täfelchen unter lebhafter Rotation rasch vorwärts schwimmen. Die Geißel befand sich augenscheinlich in normaler Tätigkeit. Diese Tatsache ist nicht mit den häufig beschriebenen Zuckungen von abgeworfenen Geißeln zu vergleichen.

Familie *Bodonaceae*. Gattung *Bodo*[6]).

Der Körper ist spindelförmig bis kugelig, ohne jegliche feste Hülle, daher bei manchen Arten amöboid. Am Vorderende befindet sich gewöhnlich eine Mundgrube, die sich zu der ventralen Seite hinzieht. In ihr sind beide Geißeln inseriert, die hier ungleich sind und im allgemeinen in eine kleinere Schwimmgeißel und in eine lange Schleppgeißel[7]), auch Gubernaculum genannt, differenziert sind. A. Fischer (1891) hat bei diesen Geißeln ein sehr dünnes Endstück von beträchtlicher Länge gefunden; die Geißeln sind also Peitschengeißeln. Seine Beobachtung, die an mit der Löffler'schen Methode behandelten Geißeln gemacht worden ist, fand ich im Dunkelfeld völlig bestätigt.

Die Bewegung ist bei den Bodonen besonders durch die Klebs'schen Studien sehr gut bekannt. Fast alle *Bodo*-Arten können frei im Wasser schwimmen, außerdem können sie auch mittelst der Schleppgeißel an der Unterlage gleiten, also kriechen. Es gibt Arten, die das Kriechen besonders bevorzugen (siehe die Zusammenstellung bei Lemmermann). Wie Klebs hervorhebt, ist das Kriechen immer ein Zeichen einer rein tierischen Ernährung, welcher Ansicht ich mich anschließe.

---

6) Siehe besonders Klebs (1892), der die Organisations- und Lebensverhältnisse ermittelt hat. In histologischer Hinsicht siehe Prowazek (1903), Hartmann und Chagas (1910), Hartmann (1910), Alexieff (1911).

7) Bei einigen Arten ist die Schleppgeißel kürzer als die Schwimmgeißel.

Ich habe neben einigen marinen, nicht näher bestimmten Arten *Bodo saltans* und *globosus* eingehender untersucht. Die freie Schwimmbewegung und das Verhalten der Geißeln zeigten sich im Prinzip überall ganz gleich, doch mit kleineren konstanten Unterschieden, die sich bei eingehenderem Studium zweifellos für die Artdiagnosen verwerten lassen würden. Ich will mich auf die Schilderung der Verhältnisse bei *Bodo saltans* beschränken.

Bodo saltans ist nicht amöboid, hat einen schmalen, spindelförmigen Körper mit abgestutztem Vorderende. Die Schwimmgeißel ist von Körperlänge, die Peitschengeißel 2—3mal so lang. Die Bewegung schildert Pfeffer (1889) als ein Schaukeln ohne Rotation. Das trifft unter Umständen auch zu, doch ist diese Art der Bewegung schon als eine Art Fluchtreaktion aufzufassen.

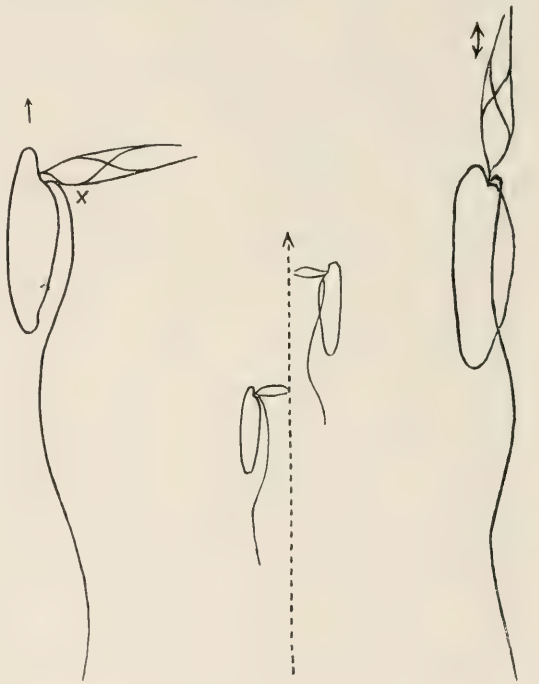


Abb. 14. *Bodo saltans.* Schwimmendes Individuum von der Körperfläche gesehen. Dorsiventral. Schwimmgeißel Lichtraum mit Seitenkonturen bildend, innerhalb des Lichtraumes sichtbar. In der Nähe der hinteren Seitenkontur zeigt sie intensive Kontraktion (x) — hier erfolgt der Schlag. Schleppgeißel sichtbar mit einem Peitschenstück.

Abb. 15. Schema des Vorwärtsschwimmens.

Abb. 16. *Bodo saltans.* Lichtraum der Schwimmgeißel in d. Vorwärtsstellung. Vorwärtsbewegung sistiert. Rotation dauert fort.

Im Dunkelfeld ist bei freiem, normalem Schwimmen die Schwimmgeißel in einem Lichtraum aufgelöst, der zur Längsachse des Körpers senkrecht oder nur etwas nach vorn geneigt steht (Abb. 14). Diese Lage des Lichtraumes wollen wir als „Seitenstellung" bezeichnen. Die Bewegung der Schwimmgeißel lässt sich innerhalb der Seitenkonturen des Lichtraumes erkennen (Abb. 14); man sieht ihre gewundene Gestalt in zwei entgegengesetzten Lagen als Lichtlinien, die freilich nicht so sehr scharf strichförmig, wie an der Figur,

aussehen. Im Querschnitt wäre der ganze Lichtraum fast kreisförmig. Diejenige von den Lichtlinien, deren basale Ausbuchtung nach hinten gekehrt ist (*x*), leuchtet stärker, hier erfolgt die Kontraktion, folglich auch der Schlag. Es ist klar, dass diese Geißel den Körper nicht durch Einschrauben nach sich ziehen kann, sondern durch den Schlag, der bei der Kontraktion entsteht, wie ein Ruder oder ein Rad eines Raddampfers wirkt. Das tritt mit großer Deutlichkeit hervor, wenn die Schleppgeißel ruht. Dann treibt die Schwimmgeißel den Körper nach vorn, aber erteilt ihm, gleich einem seitlich tätigen Ruder, eine Abbiegung nach der Dorsalseite (in der Abbildung nach links). Diese Abbiegung wird während des freien Schwimmens durch die Tätigkeit der Schleppgeißel aufgehoben. Die Schleppgeißel bildet keinen Lichtraum, ihre Bewegungen sind nicht kontinuierlich genug. Sie bildet vielmehr eine einzige, sehr langgezogene Raumwelle und gibt kräftige Schläge zum Körper hin. Dabei verläuft die Raumwelle an der Geißel nicht mit einer gleichmäßigen Geschwindigkeit, sondern unter stoßweiser Beschleunigung, die durch Kontraktionen bedingt ist. Diese Geißel, wenn sie allein tätig wäre, würde dem Hinterende des Körpers, dem sie bei dem Schlag anliegt, Stöße erteilen, die es im Sinne des Schlages abbiegen würden, zugleich aber wirkt sie wie ein am Hinterende eines Kahnes steuerndes Ruder. Man kann ja mit einem solchen durch geeignete Schläge auch das Vorderende zu einer Drehung veranlassen. Diese Drehungskomponente kompensiert dann ebenfalls die von der Schwimmgeißel bewirkte Abbiegung, die beiden Komponenten erfolgen eben im entgegengesetzten Sinne. Den Erfolg der Tätigkeit der Schleppgeißel kann man gelegentlich direkt beobachten, wenn die Schwimmgeißel auf einen Moment still steht. Die beiden Geißeln ergänzen sich so, dass die seitlichen Komponenten aufgehoben werden und es bleibt nur die nach vorn gerichtete Kraftkomponente sowie ein paralleles Abweichen des ganzen Körpers von der ideellen Fortbewegungsachse übrig; der Körper bewegt sich also in einer Schraubenbahn, wobei er ununterbrochen die Bauchseite der ideellen Bewegungsachse zukehrt und derselben parallel bleibt (Abb. 15).

Bei Steigerung der Lichtintensität streckt sich der Lichtraum der Schwimmgeißel nach vorn. Wir wollen diese Lage als „Vorwärtsstellung“ bezeichnen. Die Rotation dauert ununterbrochen, sie wird sogar noch heftiger, aber der Körper kommt nur sehr langsam vorwärts. Die Tätigkeiten der beiden Geißeln werden dabei nicht abgeändert (Abb. 16). Die Schwimmgeißel, wie sich besonders bei langsamerem Schlagen erkennen lässt, kontrahiert sich zu der in der Abb. 14 mit *x* bezeichneten Stellung und gibt dabei einen Schlag. Bei Seitenstellung geschieht dieser Schlag direkt nach hinten als eine Ruderkomponente, die den Körper vorwärts treibt,

bei der Vorwärtsstellung des Lichtraumes beschleunigt sie dagegen einerseits die Rotation und dreht anderseits den Körper zur Seite; die letztere Bewegung wird aber wieder durch die Schleppgeißel kompensiert; die Schraubenbahn wird auf der Stelle umschrieben, d. h. der Körper „schaukelt". Wenn die Schleppgeißel, was vorkommt, momentweise still steht, dann resultiert ein „Zappeln", wie es mehrfach beschrieben wird.

Die Abnahme der Sauerstoffpressung führt den Körper in eine Kriechbewegung über. Er gleitet mit der Schleppgeißel an der Unterlage, während die Schwimmgeißel wie gewöhnlich arbeitet, aber den Körper wegen des Widerstandes der gleitenden Schleppgeißel nicht in Rotation zu versetzen vermag. Es kann sich der

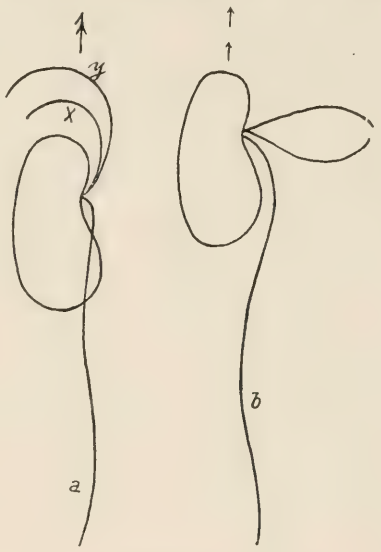


Abb. 17 *a—b*.
Bodo globosus.
a) Ein kriechendes Individuum. Schwimm- und Schleppgeißel sichtbar. Bei der Schwimmgeißel zwei extreme Lagen (*x* und *y*) der Krümmungen angedeutet. Bei *x* erfolgt der Schlag.
b) Ein freischwimmendes Individuum. Schwimmgeißel im Lichtraum aufgelöst, den sie nur umschwingt; die Seitenkonturen entsprechen deshalb der Geißel selbst.

Abb. 18. *Rhynchomonas*. Ein kriechendes Individuum. Der Rüssel krümmt sich zu der Lage (*x*) mit einem Schlag.

Abb. 17 *a—b*. Abb. 18.

Körper auch losreißen und eine Weile ohne Rotation herumschwimmen. Dann schwimmt er aber nicht gerade, sondern in breiten Kreisen. In Wirklichkeit dürfte es sich nicht um Kreise, sondern um Schrauben handeln, die ähnlich wie bei *Monas* durch den Widerstand des Deckglases flachgedrückt werden. Dieses Stadium, das auch bei anderen *Bodo*-Arten vorkommt, dürfte dem von Pfeffer (1889) geschilderten Bewegungsmodus entsprechen.

Andere *Bodo*-Arten, z. B. *Bodo globosus*, sah ich unter normalen Umständen nur kriechen. Die Schwimmgeißel benimmt sich dabei aber anders, sie behält fast ihre Gestalt und krümmt sich abwechselnd mit einem Schlag (Kontraktion) noch etwas mehr ein, um sich darauf etwas langsamer zu dilatieren. Sie rudert also im wirklichen Sinne. Ein Lichtraum kommt hier (Abb. 17 *a*) im allge-

memen nicht zustande, wohl aber beim Übergang zum freien Schwimmen, das gewöhnlich erst dann eintritt, wenn der Flagellat durch hohe Lichtintensität gereizt wird. Dann entsprechen aber die Seitenkonturen des Lichtraumes der Geißel selbst (siehe *Trepomonas*), die ihren Schlag und die Kontraktion nach hinten richtet (Abb. 17 *b*). Man kann diese Bewegung der Geißel als ein rascheres Rudern auffassen.

Eine verwandte Gattung *Rhynchomonas*, die statt der Schwimmgeißel einen kurzen plasmatischen Rüssel aufweist, zeigt ähnliche Verhältnisse. Der Körper gleitet mit der Schleppgeißel an der Unterlage. Die Schleppgeißel bewegt sich wie eine Schlange und der Rüssel schlägt mit einer Kontraktion nach hinten. Es resultiert eine gleichmäßige, wenig schaukelnde Bewegung (Abb. 18).

2. Gruppe: *Distomatina.*

Familie *Distomataceae.* Gattung *Trepomonas*[8]).

Dieser seltsame Flagellat wurde in faulenden Pflanzenaufgüssen häufig angetroffen. Sein Körper ist einer Schiffsschraube ähnlich. Er rotiert nicht bei der Vorwärtsbewegung um die Längsachse,

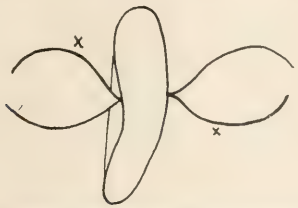


Abb. 19. *Trepomonas.* Ein rollendes Individuum. Beide Geißeln im Lichtraum aufgelöst, den sie nur umschwingen. Bei *x* die Seitenkonturen kürzer und aufleuchtend. Hier erfolgt der Schlag.

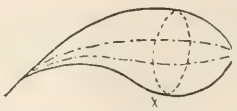


Abb. 20. *Trepomonas.* Der Lichtraum eines mechanisch festgehefteten Individuums schematisch dargestellt. Er wird von der Geißel umschwungen.

sondern rollt wie ein Geldstück um die Querachse und schaukelt abwechselnd um die Längsachse. Die beiden Geißeln (es werden deren auch 4—6 angegeben, doch habe ich immer nur zwei gesehen), die aus den Mundtaschen an den flachen Körperseiten entspringen, verschwinden jede wieder in einem Lichtraum, dessen Gestalt die Abb. 19 zeigt. Im Querschnitt ist dieser Lichtraum fast kreisförmig, er zeigt auch von keiner Seite eine sichelförmige Einkrümmung. Deswegen resultiert offenbar auch keine Rotation um die Längsachse. Die beiden Seitenkonturen sind nicht gleich hell und die Lage der hellsten Stelle an der Peripherie des Lichtraumes wechselt naturgemäß mit dem Rollen des Körpers. Dabei

8) Studiert von Bütschli (1878) und Klebs (1892).

befindet sich diese hellste Stelle an beiden Lichträumen gerade in entgegengesetzter Lage (vgl. Abb. 19 *x*). Die Stelle der größten Helligkeit entspricht der Geißelkontraktion, was man auch verfolgen kann, wenn das Individuum langsam schwimmt oder liegen bleibt. Dann zeigt sich, dass an der Geißel keine Raumwellen verlaufen, sondern dass sie sich im ganzen krümmt und sich also alle Stellen der Geißel gleichzeitig in Kontraktion oder Dilatation befinden. Die Seitenkonturen (Abb. 20) entsprechen eben der Geißel selbst; die Geißel bewegt sich also ausschließlich an der Peripherie des Lichtraumes. Wie sich aber die Geißeloberfläche bei den Kontraktionen verhält, wäre vielleicht nur an sehr langsam tätigen, also geschädigten Geißeln zu entscheiden möglich, von welchen Beobachtungen hier eben abgesehen werden soll.

Ein leichtes Neigen der Lichträume (der eine mehr in die Vorwärts-, der andere in die Rückwärtsstellung) verursacht ein breites Kreisen. Weiteres über analoge Erscheinungen siehe bei *Chlamydomonas*.

3. Gruppe: *Chrysomonadina*[9]).

Familie *Chromulinaceae*.

Chromulina Rosanofii[10]) bildet in stehendem Wasser goldgrüne Überzüge; solche finden sich z. B. in den Straßburger Gewächshäusern. Woronin (1880) hat das Wesen dieser Überzüge ermittelt. Uns interessieren die Schwärmer, die aus den quellenden Hüllen ausschlüpfen, sobald diese benetzt werden. Die Zelle des Schwärmers weist einen einfachen Bau auf. Der Körper ist kugelig, bei freiem Schwimmen oval, am Hinterende metabolisch, mit einem wandständigen Chromatophor, einer Vakuole und einem Kern. Die Geißel ist in Einzahl am Vorderende inseriert. Sie ist dünn, ohne Endstück, von Körperlänge.

Das freie Schwimmen ist mit einer Rotation um die Längsachse verbunden. Die Geißel ist dabei in einem Lichtraum aufgelöst, der fast vollkommen in seiner Gestalt und Begrenzung demjenigen von *Monas* entspricht (Abb. 21 *a*, *b*).

An Individuen, die angeklebt sind und deshalb mechanisch an dem Fortschwimmen gehindert werden, sind in dem Lichtraum noch zwei Lichtlinien zu sehen (Abb. 22). Manchmal bei stark erweitertem Lichtraum tritt nur eine derselben hervor.

Andere Individuen kreisen breit oder drehen sich breit auf der Stelle.

Die sich auf der Stelle drehenden Individuen zeigen einen Lichtraum, dessen beide Seitenkonturen ihre Konkavseite von der Richtung der Drehung abwenden (Abb. 23 *a*). Dann ist nur eine

9) Literatur besonders bei Klebs (1892), Senn (1900) und Pascher (1910). Der letztgenannte Forscher hat eine gute Einteilung gegeben.

10) Siehe bei Woronin (1880), Iwanof (1899), Molisch (1901) u. s. w.

Linie sichtbar. Das Aufleuchten dieser Linie beweist, dass sie der Geißelkontraktion entspricht; das ist auch direkt wahrzunehmen, wenn die Geschwindigkeit der Bewegung nachlässt und die Geißel selbst sichtbar wird. Man bemerkt dann, dass die Geißel nach einer Seite eine heftigere Kontraktion, die mit Schlag und Aufleuchten verbunden ist, erfährt (Abb. 23 *b*). Von der einzeln sichtbaren und sich kontrahierenden Geißel führen bei Zunehmen der Bewegungsgeschwindigkeit alle Übergänge bis zur Bildung der beiden Seitenkonturen eines Lichtraumes. Man darf also annehmen, dass auch in letzterem eine einzige Raumwelle an der Geißel verläuft.

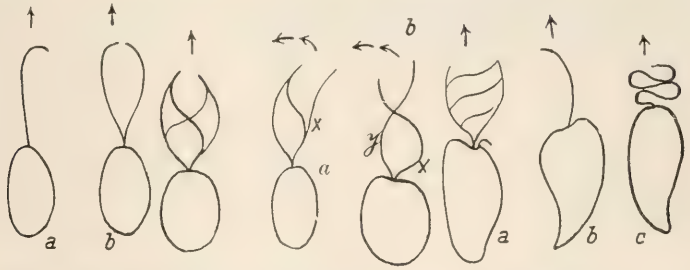


Abb. 21 *a—b*. Abb. 22. Abb. 23 *a—b*. Abb. 24 *a—c*.

Abb. 21 *a—b*. *Chromulina Rosanofii*. Ein schwimmendes Individuum. Lichtraum in der Profilansicht (*a*) strichförmig.

Abb. 22. Ein breit kreisendes Individuum. In der Flächenansicht des Lichtraumes zwei Lichtlinien sichtbar, die der Geißel entsprechen.

Abb. 23 *a—b*. Ein auf der Stelle sich drehendes Individuum. In *a* Lichtraum noch erhalten, eine Lichtlinie sichtbar. In *b* Lichtraum verschwunden, Geißel sichtbar; bei *x* erfolgt Kontraktion, bei *y* Dilatation. Die Lage *x* entspricht der Lichtlinie in 23 *b*.

Abb. 24 *a—b*. *Ochromonas mutabilis*. Schwimmendes Individuum. In *a* der Lichtraum in Flächenansicht, in *b* um 90° gedreht in Profilansicht. *c*) Ein langsam nach vorn schwimmendes Individuum. Die Geißel sichtbar, ösenförmig eingekrümmt. *c* entspricht der Flächenansicht. Um 90° gedreht erscheint die Geißel strichförmig. Die Ösen kontrahieren und dilatieren sich abwechselnd

Familie *Ochromonadaceae*.

Ochromonas mutabilis Klebs ist von *Chromulina* besonders durch den Besitz von zwei Geißeln verschieden, einer Haupt- und einer Nebengeißel. Die Hauptgeißel löst sich während des Schwimmens in einem sehr kurzen Lichtraum auf, in dem ca. drei Lichtlinien sichtbar sind (Abb. 24 *a*, *b*). Gestalt und Abänderungen des Lichtraumes stimmen mit den bei *Monas* geschilderten völlig überein. Ich konnte beobachten, dass manchmal der Lichtraum verschwand und die Geißel selbst in einer ösenförmig gewundenen Form (Abb. 24 *c*) zum Vorschein kam. Diese Ösen dehnten und kontrahierten sich abwechselnd und gaben so Stöße nach rückwärts. Da aber die einzelnen Ösen nicht ganz in einer Ebene liegen, dürften die Stöße zugleich auch die Rotation herbeiführen. Vielleicht darf man die

Vermutung aussprechen, dass überall, wo man ein Oszillieren der Lichtlinien im Lichtraum wahrnimmt, es sich um solche ösenförmig gebogene Geißeln handelt, die in der eben geschilderten Weise tätig sind. Wo dagegen die Lichtlinien sich nach der Spitze des Lichtraumes zu verschieben, da dürfte es sich immer um Raumwellen an der Geißel handeln[11]).

4. Gruppe: *Cryptomonadina.*

Familie *Chilomonadaceae*[12]).

Von den Cryptomonaden habe ich eingehender *Chilomonas*, *Cryptomonas* und *Cyathomonas*[13]) studiert. *Cryptomonas* kommt in den Wasserbassins des botanischen Gartens vor, *Chilomonas* wurde in stärkehaltigen faulenden Pflanzenaufgüssen bei höheren Tempe-

Abb. 25.

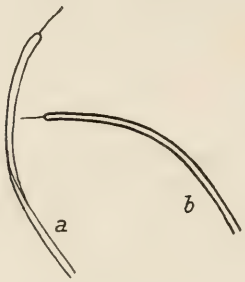


Abb. 26 *a—b.*

Abb. 25. *Chilomonas.* Geißel, bandförmig, Torsion zeigend, mit einem Endstück.
Abb. 26 *a—b. Chilomonas.* Geißel. *a*) eintordiert, *b*) retordiert mit Schlag.

raturen[14]), *Cyathomonas* in faulenden Algenkulturen in Menge gefunden. Es sind dies kompliziert gebaute Formen von ovaler, abgeplatteter Körpergestalt. Durch die schräge Abstufung des Vorderendes wird eine ventrale (niedere) und eine dorsale (höhere) Seite bestimmt. Bei *Chilomonas* und *Cryptomonas* der ventralen, bei *Cyathomonas* der dorsalen Seite genähert, dringt am Vorderende ein Schlund in den Körper, aus dem beide Geißeln herausragen.

11) Nachträglich möchte ich bemerken, dass eine sehr langgezogene *Monas*-Form mir die Geißel auch in Ösengestalt zeigte, und dabei schwamm der Flagellat nicht rasch, aber ausdauernd nach vorn unter Rotation. Doch habe ich ihn nur in einer Kultur angetroffen und die Beobachtung nicht ausdehnen können.

12) Literatur besonders bei Bütschli (1878), Fisch (1885), Karsten (1898), Davis (1894), Cienkowski (1871), Schaudinn (1900), Winter (1907), Brandt (1885), Hansgirg (1886), Pascher (1911), Dangeard (1889), Prowazek (1903), Awerinzew (1907), Hartmann und Chagas (1910), Strasburger (1878) u.s.w.

13) Über die Zugehörigkeit zu den Cryptomonaden siehe Pascher (1911), Ulehla (1911).

14) Siehe Pfeffer (1888).

Die Geißeln (Abb. 25) sind, wie ich im Dunkelfeld sehen konnte, bandförmig, mit kurzem Endstück, und, wenn dies fehlt, schräg abgestutzt. In ihrem Verlauf sind sie mehrmals tordiert. Durch diese Drehung wird eine Struktur vorgetäuscht; die Autoren (z. B. Awerinzew) sprechen von einem Achsenstab, der in Wirklichkeit der umgebogene Rand der Geißel sein dürfte. Ich sah die Geißel an den tordierten Stellen sich abwechselnd ein- und auskrümmen (Abb. 26 *a—b*). Der Geißelrand ist leuchtend, optisch voll, das centrale Geißelplasma optisch leer, also dunkel.

Präparate von *Chilomonas* ließen sich sehr schlecht halten, da der Flagellat sehr unter eintretendem Sauerstoffmangel leidet; er bleibt dagegen frisch, wenn man dem Tropfen eine Anzahl schwärmender Chlamydomonaden zugibt.

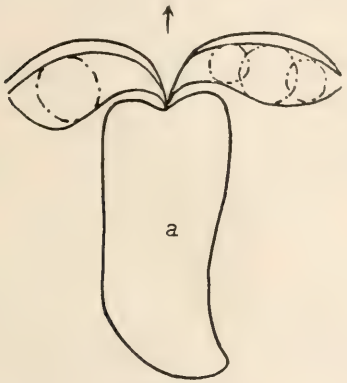


Abb. 27 *a*.

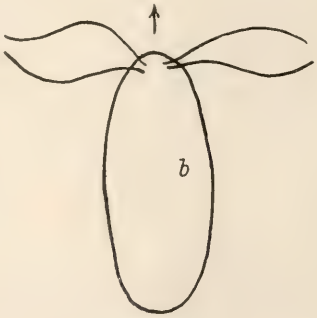


Abb. 27 *b*.

Abb. 27 *a*. *Chilomonas curvata*. Ein mechanisch festgehaltenes Individuum. Beide Geißeln im Lichtraum aufgelöst, in dem noch eine Lichtlinie und schleifenförmige Spuren der Geißel sichtbar sind.

Abb. 27 *b*. *Chilomonas paramaecium*. Ein schwimmendes Individuum. Geißel in Lichträumen aufgelöst.

Bei normalem Schwimmen geht das geißeltragende Ende voran und der Körper rotiert ganz regelmäßig[15]), wobei er zugleich eine Schraube um die ideale Fortbewegungsachse beschreibt[16]). Da eine Umdrehung um die Körperachse einem Schraubengang entspricht, bleibt immer eine und dieselbe Seite des Körpers der idealen Achse der Vorwärtsbewegung zugewandt. Die dorsale Lippe geht voran, sie neigt nach außen.

Bei diesem Vorwärtsschwimmen sind beide Geißeln wieder in Lichträumen verschwunden, deren Länge ungefähr $^1/_3$ der Geißel-

15) *Cyathomonas* führt bisweilen Kreise ohne Rotation aus, indem sie einer der breiten Körperseiten aufliegt. Diese Bewegung wurde von einigen Autoren für die normale Schwimmbewegung gehalten. Dass wir es mit einer Art der Fluchtreaktion zu tun haben, wird aus dem weiter unten Gesagten ersichtlich.

16) Jennings (1900).

länge beträgt (Abb. 27 *a*—*b*). Die Lichträume sind um 180° voneinander abgewandt, sie stehen schräg auf die Symmetrieebene [17]) des Körpers, aber unter einem kleinen Winkel, so dass sie sich als ein ventraler und ein dorsaler Lichtraum unterscheiden lassen. Der Querschnitt der Lichträume ist eine breite Ellipse. Außer den beiden Seitenkonturen ist im Lichtraum manchmal (wenn das Individuum durch mechanische Mittel am Wegschwimmen verhindert ist) noch eine Lichtlinie sichtbar (Abb. 29), die etwas anders in dem dorsalen als in dem ventralen Lichtraum aussieht. Man bemerkt da in den beiden Lichträumen unter günstigen Umständen, ohne dass die Seitenkonturen verschwinden, Raumwellen verlaufen, die fast schleifenförmig aussehen. In der dorsalen Geißel sind es mehrere auf einmal, die sich nach oben aufrollen, während an der

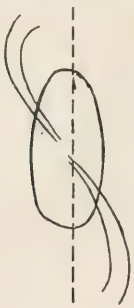


Abb. 28.

Abb. 29.

Abb. 28. *Chilomonas paramaecium.* Von vorn gesehen. Lichträume schmal, mit der Symmetrieebene kleine Winkel bildend.

Abb. 29. *Chilomonas paramaecium.* Ein mechanisch festgehaltenes Individuum (zwischen Beggiatoa-Fäden stecken geblieben). Dasselbe Bild wie 27 *a*, nur vergrößert mit Okul. 18.

ventralen nur eine auf einmal verläuft, die sich nach unten aufrollt, so dass die Geißelspitze nach oben schlägt. Näheres lässt sich an unbeschädigten Individuen nicht wahrnehmen.

Bei jedem Reiz, so Stoß- und Lichtreiz, wird die Vorwärtsbewegung aufgehoben, es tritt eine typische Fluchtreaktion im Sinne Jennings' ein, die sich entweder in einer Schreckreaktion und Rückwärtsschwimmen in Kreisen oder im Drehen auf der Stelle äußert.

Schreckreaktion wird dadurch eingeleitet, dass die Lichträume verschwinden und die Geißeln sich mit einem Schlag in die Vorwärtsstellung begeben (Abb. 30 *a*). Dadurch wird der Körper rückwärts gestoßen. Von der Flanke gesehen ergibt jetzt die Geißel einen sehr schmalen Lichtraum (Abb. 30 *b*); von der schmalen Körperseite sieht man die Geißel selbst, an der ein Zittern wahrzunehmen

17) Die schematische Abb. 28 zeigt, wie sie von oben gesehen aussehen würden. Tatsächlich habe ich sie in dieser Aufsicht nie beobachtet.

ist. Sie bewegt sich also in sehr engen Flächenwellen. Der Körper kann so rückwärts in breiten Kreisen schwimmen, ein anderesmal bewegt sich er in Schrauben, wenn die ideale Bewegungsachse

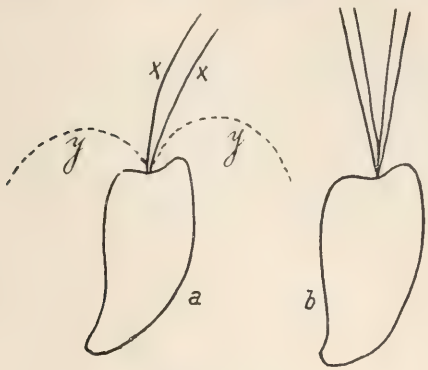


Abb. 30 *a—b*.

Abb. 32 *a—b*.

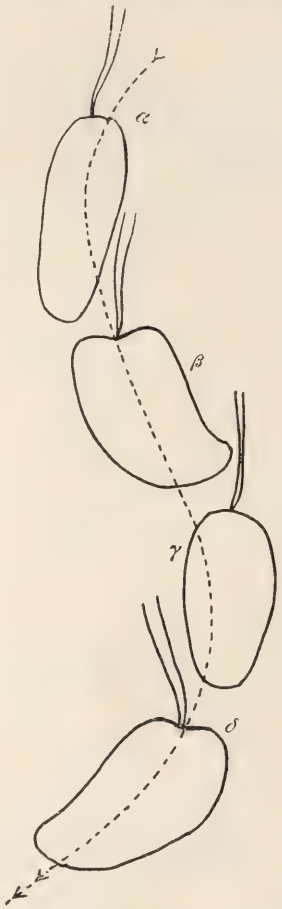


Abb. 31.

Ab. 30 *a—b*. *Cryptomonas* spec. *a*) Im Schreckmoment, der Lichtraum verschwindet; die Geißeln bei *y* sichtbar, werden in die Vorwärtsstellung (×) geschlagen. *b*) Das Individuum schwimmt rückwärts; ein schmaler Lichtraum sichtbar.

Abb. 31. Die Schraubenbahn einer rückwärts schwimmenden *Cryptomonas*, den Zusammenhang mit der Stellung der Geißeln zeigend.

Abb. 32 *a—b*. *Cyathomonas truncata*. *a*) Ein rückwärts kreisendes Individuum, die ventrale Geißel stärker geneigt. *b*) Beide Geißeln geneigt, im Lichtraum aufgelöst. Das Individuum dreht sich ruckweise auf der Stelle.

mit der Objektträgerebene parallel ist (Abb. 31). Diese Bewegung ist es, die bei allen Cryptomonaden so häufig beobachtet worden ist, da eben das häufige Anstoßen an das Deckglas und der Sauerstoffmangel in der abgeschlossenen, dünnen Schicht eine ununter-

brochene Fluchtreaktion auslösen. Wenn der Durchmesser der Schraube zu groß wird, kann sie unmöglich in horizontaler Richtung zwischen Objektträger und Deckglas verlaufen; in vertikaler Richtung wird sie aber, wie bei *Monas* oder *Bodo*, flachgedrückt. So resultiert ein Kreisen mit oder ohne Rotation. In letztem Falle können wieder wie bei *Monas* Halbkreise entstehen, die sich zu einer Welle zusammenfügen können. Bei *Cyathomonas* ist diese Art von Bewegung für normal gehalten worden. Bei *Cyathomonas*- und *Cryptomonas*-Spezies sind die Geißeln während des Rückwärtsschwimmens in Schrauben oder Kreisen zu der ventralen (Abb. 30, 31, 32), bei *Chilomonas* zu der dorsalen Seite (Abb. 33) geneigt.

Abb. 33. *Chilomonas obtusa.* Rückwärtsschwimmendes Individuum. Geißeln in schmalen Lichträumen aufgelöst.

Abb. 34. *Chilomonas obtusa.* Beide Lichträume mehr geneigt. Das Individuum kreist infolgedessen.

Dementsprechend verläuft die Schraubenbahn bei beiden im entgegengesetzten Sinne. Im ganzen ist die Neigung der Geißeln beim Rückwärtsschwimmen oder -kreisen schwach.

Wird die Neigung stärker, so dreht sich das Individuum auf der Stelle (Abb. 34, 32*b*). Besonders bei *Chilomonas* und *Cyathomonas* kann man den Übergang aus dem Kreisen ins Drehen unfehlbar beobachten, sobald sich die zweite Geißel auch neigt oder wenn beide mehr zur Seite gebogen werden. Dann geschieht das Drehen mehrmals hintereinander schwungweise. Immer erfolgt das Drehen in demselben Sinne wie das Kreisen. Nach dem Schwung kann das Vorwärtsschwimmen wieder aufgenommen werden; es ist das Drehen als eine Probierreaktion im Sinne Jennings' aufzufassen.

Wir sehen, dass sich die Geißeln bei dem Vorwärtsschwimmen ganz anders verhalten als bei den Fluchtreaktionen. Jeder der geschilderten Bewegungsarten entspricht aber eine ganz konstante Stellung und Tätigkeit der Geißeln.

5. Gruppe: *Euglenina*[18]).

Diese Flagellatengruppe wurde zum Teil in faulenden Gewässern, zum Teil in reinen Lachen und Altwässern des Rheins gesammelt. Die meisten Formen der Familie *Euglenaceae* weisen Chlorophyll auf, trotzdem ist ihre Ernährung fast nie rein autotroph. Näheres über Kulturbedingungen hat Zumstein (1900) an Reinkulturen ermittelt. Die farblosen Formen der Familie *Astasiaceae* ernähren sich saprophytisch, die farblose Familie der *Peranemaceae* weist tierisch sich ernährende Formen auf. Klebs (1883, 1892) zeigte hier wieder, dass die tierisch sich ernährenden Formen fast durchweg das freie Schwimmen mit Rotation aufgegeben haben und nur am Substrat gleiten. Damit hängt wohl auch die bilaterale Entwickelung des Körpers zusammen.

Fast allen *Euglenina*, auch den freischwimmenden, ist außer der Geißelbewegung auch eine Metabolie eigen, die von der hochdifferenzierten, fibrillär gestreiften Kutikula ausgeführt wird, was das Studium der freien Schwimmbewegung erschwert.

Familie *Euglenaceae.*

Es wurde *Euglena deses* eingehender untersucht. Der langcylindrische und spitz endigende Körper zeigt im Vorderende einen schiefen Einschnitt, aus dem die einzige, lange Geißel herausragt. Durch den Einschnitt können wir am Vorderende eine dorsale und eine ventrale Lippe unterscheiden. Der Körper ist metabolisch und kann sich nach Verlust der Geißel kriechend weiter bewegen. Die Geißel schlängelt bei solchem Abwerfen noch[19]). Sie ist ziemlich dick und bei aller Elastizität recht steif, die Biegungen und Ösen, die sie ausführt, haben einen großen Durchmesser[20]).

An der *Euglena*-Geißel wurden verschiedene Strukturen beschrieben. A. Fischer (1894) schildert feine Wimperchen, die in

18) Grundlegend ist die Studie von Klebs (1883) außer den älteren Arbeiten von Ehrenberg (1841) und Stein (1878). Dann Wager (1900), Bütschli (1878), Blochmann (1894), Steuer (1904), Dangeard (1889, 1902), Haase (1910), Keuten (1895), Prowazek (1903) u. s. w.

19) A. Fischer (1894), dort Literatur.

20) Ihre Insertion ist nach Wager (1900) recht kompliziert, die Rhizofibrille spaltet sich in zwei Äste, von denen der eine über den in der dorsalen Lippe liegenden Augenfleck verläuft. Sie sollen sich am Ende der großen Blase wieder vereinigen und hier in einem Basalkorn endigen; nach Haase (1910) aber soll die vereinigte Fibrille fast bis zum Hinterende des Körpers verlaufen. Es liegt auf der Hand, zwischen dem Augenfleck und der Tätigkeit der Geißel Beziehungen zu suchen, die den Beobachtungen Engelmann's (1882) entsprechen würden.

Schrauben angeordnet die Geißeloberfläche bekleiden. Ich habe sie im Ultramikroskop nicht gesehen; die Geißel erschien mir in der Achse optisch leer, an den Rändern optisch voll, also leuchtend, und beim Absterben änderte sich dieses Verhältnis so, dass die Achse optisch voll wurde, während von den Rändern viele kleine Punkte herausschossen, ein Vorgang, den man auch an zerfallenden Flagellatenkörpern (z. B. *Chilomonas*) beobachten kann. Bleibende Spuren dieser herausschießenden Körnchen können möglicherweise jene Wimperchen sein, die durch Austrocknen günstig fixiert waren.

Abb. 35.

Abb. 36.

Abb. 35. *Euglena deses.* Ein nach vorn schwimmendes Individuum. Einzige Geißel im Lichtraum aufgelöst, der sich in Seitenstellung befindet. Zwischen den beiden Seitenkonturen Lichtlinien sichtbar, die in der Nähe der hinteren Seitenkontur aufleuchten.

Abb. 36. *Euglena deses.* In Schreckreaktion. Rückwärtsschwimmendes Individuum. Lichtraum schmal, nach vorn gestreckt.

Abb. 37. *Trachelomonas volvocina.* Vorderende des Körpers mit dem Lichtraum während des Vorwärtsschwimmens. Im Lichtraum Lichtlinien sichtbar, in der Nähe der hinteren Seitenkontur und auch zur Seite aufleuchtend.

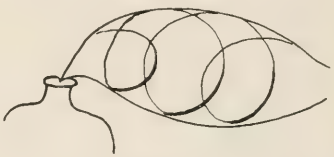


Abb. 37.

Die centrale Partie zeigt eine Körnelung, etwa wie sie von Prowazek (1903) beschrieben wurde. Es handelt sich hier offenbar auch um eine Schädigung.

Die Körperbewegung wurde außer von Engelmann auch von Jennings (1910) studiert. Auch hier wurde die Geißel während des Schwimmens nicht gesehen.

Im Dunkelfeld verschwindet die Geißel während des freien Schwimmens in einem Lichtraum, der ziemlich lang, von elliptischem Querschnitt ist und in einem breiten Bogen in Seitenstellung sich befindet (Abb. 35). Trotz der deutlichen Seitenkonturen kann man in ihm manchmal die Raumwellen der Geißel in s-förmigen Lichtlinien, die die Stellen der Kontraktion, also des Schlages vorstellen,

erkennen. Die Geißel schlägt nicht besonders rasch. Der Lichtraum befindet sich an der ventralen Seite, daher das Neigen des Körpers der dorsalen Seite zu. Damit hängt zusammen, dass das Hinterende in der idealen Achse der Vorwärtsbewegung bleibt, während das Vorderende um diese Kegel beschreibt. Beim Schwimmen ist der Körper nicht metabolisch, die Bewegung wird also nur durch die Geißeltätigkeit bewirkt.

Da sich die Geißel in Seitenstellung befindet, ist es klar, dass sie nicht durch Einschrauben den Körper fortbewegen kann. Mehr darüber siehe weiter unten.

Bei einer stärkeren Lichtreizung stellt sich der Lichtraum mit einem Ruck in eine Mittellage zwischen Seiten- und Vorwärtsstellung. Das Individuum bewegt sich je nach der Neigung des Lichtraumes sehr langsam oder gar nicht, wobei sich die vom Vorderende umschriebene Schraube so ausbreitet, dass das Individuum bis 180° mit der idealen Bewegungsachse bildet. Bei intensiverer Reizung begibt sich der Lichtraum in die Vorwärtsstellung und das Individuum fängt an, rückwärts zu schwimmen. Das erfolgt plötzlich beim völligen Öffnen der Irisblende. Der Lichtraum bleibt doch noch immer der ventralen Seite etwas zugeneigt (Abb. 36). Daher neigt sich das jetzt vorangehende Hinterende dieser Seite zu und das Individuum schwimmt in Schrauben. Diese ganze Erscheinung der Schreckreaktion dauert immer nur einen Moment. Bald tritt Metabolie des Körpers ein, die der Schwimmbewegung ein Ende setzt, trotz der andauernden Tätigkeit der Geißel. Die Geißel arbeitet dabei nicht regelmäßig. Bei der Systole des Körpers ist sie still, um bei der Diastole von neuem zu schlängeln. Der Lichtraum erscheint dabei unregelmäßig, mehrmals gedreht, manche Teile in der Profilansicht ganz strichförmig. Mit gewöhnlicher Beleuchtung ist in diesem Stadium die Geißel auch nur dann sichtbar, wenn sie langsamer schlängelt, nicht aber während der Diastole, wenn sie im Dunkelfeld den Lichtraum bildet.

Trachelomonas volvocina gleicht in dem Bau ihres Körpers vollständig *Euglena*, sie unterscheidet sich von dieser durch Besitz einer festen, braunen Schale, die oval bis kugelig ist und am Vorderende eine Halsöffnung trägt, durch die die einzige, sehr lange (von 5—6-facher Körperlänge) Geißel hervorragt.

Im Dunkelfeld konnten wegen zu starken Leuchtens der braunen Schale nur junge, noch nicht oder erst dünn beschalte Individuen beobachtet werden. Die Geißel, die nach Plenge (1898) flossenförmig aussieht, ist wieder in einem Lichtraum aufgelöst, der sich in Seitenstellung befindet. Er ist sehr breit, von fast kreisförmigem Querschnitt, und relativ kurz. In dem Lichtraum leuchten wieder Lichtlinien auf, die den sehr breiten Raumwellen der Geißel entsprechen (Abb. 37). Sie leuchten seitlich, aber in der Nähe von

der hinteren Seitenkontur besonders, hier erfolgt wieder die Kontraktion und auch der Schlag, die Geißel arbeitet wieder mit einem Ruderprinzip. Die durch die seitliche Begeißelung bedingte Abbiegung wird wieder durch die Rotation des Körpers aufgehoben, die hier sehr rasch ist. Etwa drei Umdrehungen des Körpers erfolgen auf einen Weg von zweifacher Körperlänge. Durch die große Breite der Raumwellen erfolgt offenbar die rasche Rotation, die für den kugeligen, also sich in einer labilen Lage befindlichen Körper, sicher sehr vorteilhaft ist[21]).

Bei eintretender Reizung prallt der Flagellat rückwärts, indem sich der Lichtraum plötzlich in die Vorderstellung aufrichtet. Dann verschwindet er und die Geißel selbst, starr gestreckt, wird sichtbar. Das Individuum kann auch rückwärts schwimmen. Da bleibt der Lichtraum erhalten; er hat Vorderstellung und ist sehr schmal. Die seitliche Abbiegung wird durch Rotation ausgeglichen, doch nicht vollkommen, da der Körper durch seine ovale Gestalt zu labil ist. Das Rückwärtsschwimmen dauert auch nie lange.

Häufig jedoch kommt es vor, wie ich mit gewöhnlichem Horizontalmikroskop in kleinen Wasserküvetten beobachten konnte, dass das Individuum sich nach einer Kontaktreizung einfach zu Boden fallen lässt mit dem Hinterende voran, wobei die starr gestreckte Geißel durch geringe Bewegungen steuert. Eine ähnliche Erscheinung hat Oltmanns (1892) bei *Volvox* beschrieben.

Andere Gattungen der *Euglenaceae* erwiesen sich nicht als günstig zu ultramikroskopischen Untersuchungen. (Fortsetzung folgt.)

Beiträge zur Kenntnis von Pleistophora periplanetae (Lutz und Splendore).

(Vorläufige Mitteilung.)

Von **H. Epstein** (Moskau).
(Aus dem zoologischen Institut München.)

Im Laufe der letzten Jahre erschienen recht viele Untersuchungen über Bau, Entwickelung und Fortpflanzung bei Cnidosporidien. Besonders große Aufmerksamkeit wurde den Fortpflanzungserscheinungen gewidmet. Trotzdem muss man jedoch gestehen, dass dieser Punkt am wenigsten aufgeklärt geblieben ist und dass es sogar für die am genauesten untersuchten Formen, wie z. B. *Myxobolus Pfeifferi* noch nicht mit Sicherheit festgestellt ist, wo und wann der geschlechtliche Prozess sich vollzieht. Ob er in der bereits ausgebildeten Spore vor sich geht — wie es Keysselitz (1908)

21) Klebs bemerkt, dass bei *Trachelomonas* die Rotationsrichtung wechselt, was ich nicht nur hier, sondern bei der Mehrzahl der Flagellaten gefunden habe.

annahm, oder ob er bei der Sporoblastenanlage erfolgt, wie es von Mercier (1909) angenommen wird.

Da mir nun ein reiches Material von *Pleistophora periplanetae* zur Verfügung stand, so schien es mir von Interesse, die Entwickelung dieses noch wenig bekannten Cnidosporids speziell auch im Hinblick auf die erwähnten strittigen Fragen näher zu untersuchen.

Der Parasit wurde im Jahre 1903 von Lutz und Splendore in den Malpighischen Gefäßen von *Periplaneta orientalis* als *Nosema periplanetae* beschrieben und von Perrin (1905) und Schivago (1909) genauer untersucht.

Perrin beschrieb die Zweiteilung der einkernigen vegetativen Formen und die Schizogonie der mehrkernigen Tiere. In den Sporen bildete er einige Stadien von Kernteilungen ab, die jedoch ganz unklar und auch ohne Erklärung geblieben sind.

Schivago berücksichtigt in seiner im Jahre 1909 erschienenen vorläufigen Mitteilung die Sporen überhaupt nicht. Dagegen beschreibt er vor allem einen eigenartigen angeblich geschlechtlichen Vorgang, den er als Chromidiogamie im Sinne von Swarczewsky (1907) bezeichnet. Es sollen sich hierbei mehrere Individuen vereinigen, ihre Kerne in Chromidien auflösen und nach Vermischung dieser chromidialen Substanzen sollen aus ihnen Sekundärkerne entstehen. Erst nach diesen Vorgängen lösen sich nach Schivago die einzelnen Individuen aus dem Synzytium und werden zu Pansporoblasten.

Zu erwähnen ist noch, dass die von beiden Untersuchern angewandten Methoden zytologisch nicht einwandfrei erscheinen. Es ist daher leicht einzusehen, dass diese Arbeiten die Frage nach dem Entwickelungsgang von *Pleistophora periplanetae* noch keineswegs erledigt haben. Das mir dienende Material wurde in Moskau und in München gesammelt. Es hat sich dabei erwiesen, dass in den beiden Orten so ziemlich alle Individuen infiziert waren.

Es wurden ganze Komplexe von Malpighischen Gefäßen fixiert und auf üblichem Wege durch Chloroform in Paraffin eingebettet.

Von den verschiedenen angewandten Fixierungsflüssigkeiten ergaben Sublimat-Alkohol nach Schaudinn und das Flemming'sche Gemisch die besten Resultate. Die 5—7—10 μ dicken Schnitte wurden mit den verschiedensten Farbstoffen behandelt, wobei sich die besten Resultate mit Eisenhämatoxylin sowie mit Magenta-Pikroindigokarmin ergaben.

Zur Nachprüfung bediente ich mich der Totalpräparate. Zu diesem Zwecke wurden frische Malpighische Gefäße in essigsaurem Karmin nach Schneider fixiert und gefärbt und danach in Glyzerin oder Nelkenöl untersucht. Die Bilder, welche bei letzterer

Behandlung erzielt wurden, stimmten mit denen, welche auf Schnitten zu sehen waren, vollkommen überein. Es konnten hierbei manche Vorgänge festgestellt werden, die von den früheren Untersuchern nicht beschrieben worden sind.

Über die Befunde sei hier nur kurz berichtet und für alle Einzelheiten auf meine bald an anderer Stelle erscheinende ausführliche Arbeit verwiesen. Begonnen sei mit der Schilderung der ruhenden Form.

Die ausgebildete Spore ist ungefähr 5—6 μ lang und 2—$2^1/_2$ μ breit.

Sie hat eine zweiklappige Schale und besitzt im Gegensatz zu anderen näher untersuchten Cnidosporidien keine Polkapsel.

Es bleibt daher noch die Frage offen, ob die „*Nosema*-Sporen", die im Darm der *Periplaneta* von Schaudinn beschrieben worden sind, nicht zu einer anderen Spezies gehören, denn Schaudinn spricht ganz ausdrücklich nicht nur von einer Polkapsel, sondern auch von einem recht deutlichen spiralig aufgerollten Polfaden, den er auch an frischen Sporen sehen konnte, während ich beides weder an lebenden noch an fixierten Sporen nachweisen konnte.

Das Existieren von polkapsellosen Cnidosporidien ist neuerdings auch von Chatton angegeben, der auf Grund von Fehlen der Polkapsel eine Unterordnung von Cnidosporidien — die Paramyxiden aufgestellt hat.

Das Plasma der Spore ist hell und schwach granuliert, ohne dass besondere Strukturen in ihm hervortreten (Fig. 1). In der Mitte liegt ein Kern, der recht groß, kugelig und nicht sehr chromatinreich erscheint. Er ist von einer deutlichen Kernmembran umgeben. In seiner Mitte liegt ein großes Karyosom mit einem deutlichen Zentriol (Fig. 1). Zwischen dem Karyosom und der Kernmembran befindet sich eine helle Außenkernzone mit spärlichen Chromatinkörnern, die vor allem der inneren Oberfläche der Kernmembran anliegen und auch als färbbare Verbindungen zwischen Karyosom und Kernmembran feststellbar sind. Der Kern teilt sich mitotisch resp. promitotisch, wobei an den Polen zwei deutliche Zentriole nachweisbar sind. Die Tochterplatten rücken an die Enden des Sporenplasmas, während eine Verbindungsbrücke (Centrodesmose) noch längere Zeit bestehen kann (Fig. 2, 3). Interessant ist ferner noch, dass in der Mitte der Centrodesmose ein kleiner, dunkel färbbarer Körper nicht selten zu beobachten ist (Fig. 4), der von einem hellen plasmatischen Hof umgeben wird und sich gleichfalls teilt.

Über Ursprung und Bedeutung dieses Körpers kann ich noch nichts Bestimmtes aussagen. Soviel aber ist sicher, dass es sich bei ihm nicht etwa um in der Mitte liegen gebliebene Zentriole handelt, da immer auch die Zentriolen an den Polen gut sichtbar sind (Fig. 4, 5).

Dagegen stimmen die von mir beobachteten Bilder im wesentlichen mit dem von Schaudinn bei der Teilung von *Coccidium Schubergi* als Zwischenkörper beschriebenen Gebilde überein. Er zeigt in mancher Hinsicht auch viel gemeinschaftliches mit ähnlichen Gebilden, welche bei den Teilungen von tierischen und pflanzlichen Zellen schon öfters beschrieben worden sind.

An die erste Teilung kann sich eine zweite prinzipiell in gleicher Weise verlaufende unmittelbar anschließen (Fig. 3, 6).

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

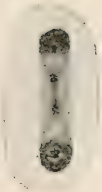


Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

Indessen kann es auch zunächst zur Rekonstruierung zweier Tochterkerne kommen (Fig. 7).

Als Resultat der zweiten Teilung erhält man schließlich vier Kerne, die in ihrer Größe unbedeutend variieren können und von denen jeder ein deutliches Zentriol besitzt (Fig. 8).

Wie das weitere Schicksal dieser Kerne zeigt, handelt es sich bei den hier beschriebenen beiden Teilungen um Reifeteilungen des Sporenkerns; denn von den vier Kernen verschmelzen die zwei in

der Mitte liegenden miteinander (Fig. 9), während die beiden übrigen ihre chromatische Substanz allmählich verlieren und zugrunde gehen.

Gelegentlich können sich die Reduktionskerne auch noch teilen (Fig. 10), auf jeden Fall spielen sie jedoch bei der weiteren Entwickelung der Spore keine Rolle und verschwinden schließlich völlig. Dies Verhalten zeigt wohl klar, dass es sich bei unseren Teilungen nicht etwa um eine vorzeitige schizogonische Teilung handeln kann. Um den möglichen Einwand zu prüfen, ob es sich bei den Reduktionskernen nicht nur um metachromatische Körper handelte, habe ich die Färbung mit polychromem Methylenblau nach Unna gemacht und fand keine Andeutungen von metachromatischen Körpern innerhalb der Spore.

Die reife Spore besitzt also ein großes Synkarion, das, abgesehen von seinem größeren Umfang, im wesentlichen denselben Bau (Kernmembran, Außenkern, Karyosom) wie der Kern der unreifen Spore besitzt.

An den Polen der Spore sind noch ab und zu Überreste von Reduktionskernen zu sehen (Fig. 11).

Fig. 12.

Fig. 13.

Die von mir geschilderten Vorgänge innerhalb der Spore sind wohl kaum anders denn als Autogamie im strengsten Sinne zu deuten.

Autogame Prozesse wurden in den letzten Jahren auch für die anderen näher untersuchten Cnidosporidien angegeben. Jedoch sollte es bei diesen (*Myxobolus Pfeifferi*, *Sphaeromyxa sabrazesi*) die Ausbildung der später kopulierenden Kerne nicht erst in der Spore, sondern auf einem früheren Stadium erfolgen. Im Lebenszyklus von *Pleistophora periplanetae* habe ich nun gleichfalls bei Beginn der Sporenanlage Bilder beobachtet, die einen geschlechtlichen Vorgang an dieser Stelle des Entwickelungszyklus auch von *Pleistophora* vortäuschen können. Man beobachtet nämlich, dass je zwei Kerne resp. endogen im Plasmodium gebildete Zellen sich paarweise vereinigen (Fig. 12, 13). Es kommt jedoch nicht zu einer Kernverschmelzung. Auch wenn die oben beschriebene autogame Befruchtung nicht klar nachweisbar wäre, so könnte es sich dennoch hier nicht um einen Sexualakt handeln. Ein genaueres Studium der fraglichen Stadien zeigt aber ferner, dass wir es hier nur mit der Schalenbildung zu tun haben. Von den beiden zusammentretenden Kernen resp. Zellen (Fig. 13, 14) ist der eine der uns schon

bekannte Sporenkern, der andere dagegen scheint sich zu teilen, um die beiden Schalenkerne entsprechend den zwei Schalenhälften zu bilden (Fig. 15, 16). Demgemäß besitzt der Sporoblast dann nur drei Kerne, was mit dem einfachen Bau der keine Polkapseln enthaltenden Spore gut übereinstimmt. Sowohl Bau und Entwickelung der Spore wie auch der Ablauf der geschlechtlichen Vorgänge zeigt bei der *Pleistophora periplanetae* nicht unwesentliche Unterschiede gegenüber dem Verhalten der Mikrosporidien, zu denen *Pleistophora* bis jetzt gerechnet wurde. Unterschiede finden sich auch gegenüber den Myxosporidien, wie sie uns durch die Untersuchungen der letzten Jahre bekannt geworden sind.

Auf die systematischen und allgemein-theoretischen Schlüsse, die sich aus diesen Beobachtungen ergeben, soll erst in der ausführlichen Arbeit näher eingegangen werden.

Alle Zeichnungen sind mit dem Zeichenapparat von Abbé bei Objektiv Apochromat 1,5 mm und Okular 18 von Zeiß, also bei ungefähr 3000facher Vergrößerung gemacht. Die Fig. 1—11, 13,

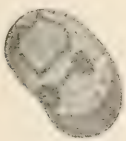


Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.

15, 16 sind bei Tubuslänge 160 mm gezeichnet. Fig. 12 und 14 bei 145 mm. Sie müssen dementsprechend etwas größer gedacht werden.

Zum Schluss möchte ich an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. R. v. Hertwig, für die freundliche Aufnahme in seinem Institut und für das große Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat, meinen herzlichsten Dank aussprechen. Auch Herrn Prof. R. Goldschmidt danke ich für manchen guten Rat und sein beständiges Entgegenkommen.

München, 2. August 1911.

Literatur.

1908. Awerinzew, Studien über parasitische Protozoen I—IV. Trav. Soc. Natur., St. Petersburg, Bd. XXVIII.

1911. Chatton, Sur une cnidosporidie sans cnidoblaste *Paramyxa paradoxa*. C. R. des Séances de l'Acad. d. Sc. 6. IV. 11.

1908. Keysselitz, Die Entwickelung von *Myxobol. Pfeifferi*. Arch. f. Protist., Bd. XI.

1909. Mercier, Contribution à l'étude de la Sexualité chez les Myxosporidies et les Microsporidies. Memoires Acad. Royale de Belgique Classe d. Sc. Ser. II, T. II.

1903. Perrin, Observations on the Structure and Life-History of *Pleistophora periplanetae* Lutz und Splendore. Quart. Journ. of Micr. Sc. T. 49.

1907. Schröder, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Myxosporidien. Arch. f. Protist., Bd. IX.
1900. Schaudinn, Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Fr. Schaudinn's Arbeiten, 1911, S. 208.
1902. — Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandten Organismen. Ebenda S. 277.
1909. Schivago, Über Vermehrung bei *Pleistophora periplanetae* Lutz und Splendore. Zool. Anz., Bd. 34.
1911. — Der heutige Stand der Frage über die geschlechtlichen Vorgänge bei Myxo- und Mikrosporidien. Biol. Zeitschr., Bd. II, 2. Moskau 1911.

Hermann Jordan. Die Lebenserscheinungen und der naturphilosophische Monismus.

Leipzig. S. Hirzel. 1911. 8°. VIII. 190 S.

Das Buch wendet sich an ein allgemein gebildetes Publikum. In einem ersten Teile wird der Leser in die zu behandelnden Probleme eingeführt, durch Darstellung einiger Hauptetappen ihrer Entwickelung: Schon am Anfang eigentlicher Philosophie begegnet man dem Streben nach einheitlicher, monistischer Weltanschauung. Eine solche aber setzt voraus, dass man sich mit dem offensichtigen Unterschiede, zwischen Leben und Geist einerseits, toter Materie mit ihren Erscheinungen andererseits abfindet. Die ersten Versuche, jene Kluft zu überbrücken (z. B. Empedokles), beschränken sich auf die Erfindung eines denkmöglichen Weges, von Hypothesen, die mit dem Wissen und Fürwahrscheinlichhalten damaliger Zeit nicht im Widerspruch stehen. Auch die Fortschritte, die auf diesem Wege im Laufe der Zeit erzielt werden, beschränken sich darauf, die Hypothesen neuerem Wissen anzupassen. Aber mit dem Wissen kommt das Verständnis für richtige Problemstellung bei jenen Hypothesen (Oken). Drei Probleme muss die Biologie lösen, will sie nicht den naturphilosophischen Monismus unmöglich machen: 1. Entstehung erster, einfachster Lebewesen aus anorganischer Materie, auf Grund natürlichen Geschehens. 2. Entwickelung komplizierterer Organismen aus den niederen Formen, wiederum auf natürlichem Wege. 3. Zurückführung des Psychischen auf physische Hirnvorgänge.

Ist die Problemstellung gegeben, so lässt die Bearbeitung in der Regel nicht auf sich warten. Die Formenmannigfaltigkeit und die Kompliziertheit höherer Wesen ist die, für den Forscher jener Jahre, am meisten ins Auge springende Eigenart der Lebewelt, scheint ihm ein größeres Problem, als die Entstehung von Leben überhaupt. Der Formenmannigfaltigkeit wendet man sich zu, sich nicht mehr darauf beschränkend, zu sagen, höhere Formen sind aus niederen entstanden, sondern man sucht nach einer Ursache dieser

Entwickelung. So entstehen die Werke Lamarck's, Geoffroy de Saint Hilaires, endlich die unvergleichliche Schöpfung Darwin's. Bei alledem wird über dem Mittel der Zweck nicht vergessen. Man bleibt sich bewusst, als Naturforscher ein Stück Philosophie zu leisten; und jeder weiss den neuen Lehren andere Steine für das Gebäude seiner Weltanschauung abzugewinnen.

Goethe, der ganz Evolutionist, dem Lebensphilosophie über Metaphysik geht, sieht in dem Gedanken einer allmählichen Entwickelung den Hauptgewinn; und der Gedanke erscheint ihm würdig genug, im großen ausgearbeitet zu werden: Der Natur entnommen, aufs Geistige übertragen, im Faust, dem Hohenliede der Entwickelung; der Entwickelung des Menschen als Charakter, als Individualität. Dass aber diese Entwickelung für Goethe eins sei mit derjenigen der Naturobjekte, das zeigt der Dichter in der klassischen Walpurgisnacht: Allmählicher Evolution, ohne Cuvier'sche Katastrophen, verdankt die Gestalt der Erdoberfläche ihre Entstehung (Neptunismus Werner's), allmählicher Evolution, „durch tausend abertausend Formen", im kleinen anfangend (als kleines Seetier) sich „nach ewigen Normen" weiter entwickelnd, verdankt die Lebenskraft, oder das im Homunculus begrifflich dargestellte Leben die Menschwerdung. Der Mensch aber (Faust) entwickelt sich seinerseits, Sinnlichkeit, Sucht nach äußerlichem Erfolg, kurz das elementare Verlangen nach „Glück" überwindend, zu höherer sittlicher Vollkommenheit, zum Faust des fünften Aktes des zweiten Teiles, und — transzendent — darüber hinaus, Zielen entgegen, die wir nicht kennen.

Macht so Goethe die neue Lehre zur Basis seiner Lebensphilosophie, so Haeckel zum Ausgangspunkt einer allumfassenden Weltanschauung: Einheit, Wesensidentität aller Dinge, mögen sie Anorgane, niedere oder höhere Organismen, mögen sie Geist heißen. Nichts ist erschaffen, alles natürlich entstanden. Bei Goethe ein sittliches Prinzip, ist die Entwickelung für Haeckel vornehmlich eine Form des Werdens. Aus einheitlichen Uratomen, den schlechthin seienden, entstehen die Elemente, zunächst Nebel bildend, aus diesen aber gehen die Weltkörper hervor, wie Kant und Laplace es sich dachten. Und auf den Weltkörpern entsteht durch eine Art Kristallisation das erste, einfachste Lebewesen. Es entwickelt sich zum Protozoon, zum Vielzeller u. s. w. und schließlich ist das Menschenstadium erreicht. Das alles aber geschieht auf Grund rein natürlicher Gesetzmäßigkeit: Anpassung, Vererbung und Zuchtwahl; Lamarck's und Darwin's Prinzipien vereinigt. Schon das Uratom ist nicht nur Materie, sondern zugleich Kraft, Erscheinung; und zu den Erscheinungen gehört schon bei ihm etwas, das dem zu analogisieren ist, was wir als „psychisch" zu bezeichnen gewohnt sind. So ist Geist nicht eine der Materie fremde Kraft, sondern er ist

an sie, seine Trägerin gebunden, wie Elektrizität und andere Kräfte. Mit alledem ist kein Gott außerhalb der Welt möglich; neben dem absoluten Naturgesetz ist ein göttlicher Wille nicht denkbar: Einheit der Gottnatur, Verneinung des Metaphysischen, Natürlichkeit der Moralbegriffe. Diese staunenswerte Großzügigkeit mußte dem System zahlreiche Anhänger gewinnen, Anhänger, die zum Teil die biologische Grundlage als schlechthin gegeben betrachten, Grundlagen, die zu beurteilen sie selbst keineswegs immer imstande sind, Anhänger, die ihr Interesse, ihre Aufmerksamkeit völlig auf das philosophische Gebäude konzentrieren, das Haeckel auf jene Grundlagen aufbaute.

Verf. stellte sich in einem zweiten Teile des Buches die Aufgabe, zu untersuchen, ob denn wirklich die biologischen Tatsachen imstande sind, jener philosophischen Lehre die notwendigen Grundlagen zu liefern. Wir können dann erst von einem biologisch begründeten Monismus reden, wenn es gelingt, die drei oben genannten Probleme zu lösen, oder doch durch tatsächlich begründete Hypothesen, als mit Sicherheit lösbar darzutun: Urzeugung, Entwickelung und die psychologische Frage.

1. Nach kurzer Besprechung einiger jener Hypothesen, die erste Organismen als Kristallisationsprodukt, oder als chemische Bildung einer besonderen Lebenssubstanz darzutun sich bemühen, versucht Verf. zu zeigen, dass beide Arten von Hypothesen den Kernpunkt der Frage nicht berühren. Wir können heute noch nicht das Leben auch nur hypothetisch auf die chemische Kraftäußerung einer komplizierten Substanz schlechthin zurückführen. Die rein morphologische Auffassung aber, die von einem Kristallisationsprozess spricht, verzichtet ja von vornherein auf den eigentlich wichtigsten Teil des Problems, die Lebenserscheinungen. Leben ohne Energieäußerung, meist durch Oxydationsvorgänge ermöglicht, kennen wir nicht. Aber auch von einem unmittelbaren Oxydationsvermögen des Lebensstoffes wissen wir gar nichts. Der energiegewinnende Prozess bedarf einer Mechanik, die möglicherweise immer durch ein oxydierendes (oder spaltendes) Ferment dargestellt wird. Wo wir solche Fermente kennen, handelt es sich um isolierbare Körper; alles spricht dagegen, dass irgendwelche, an sich vorhandene Atomgruppen des Eiweißmoleküls ihre Leistung verrichten könnten. Analog müssen wir uns einen zweiten, zum Leben gleichfalls unumgänglich notwendigen Vorgang denken: Den Ersatz des zur Energiegewinnung verbrauchten, zunächst mit Hilfe der Quellen der anorganischen Natur. Auch hier kann es sich nicht um eine Fundamentaleigenschaft des Eiweiß handeln, auch hier muss eine besondere (Assimilations-)Mechanik ausgebildet sein, vielleicht auch auf Fermenten beruhend (Baufermente). Solange wir nicht beweisen können, dass diese beiden Mechanismen keine notwendigen Bestandteile

eines noch so primitiven Organismus sind, solange muss jede Urzeugungshypothese mit ihnen rechnen, will sie nicht den Rang eines Hirngespinstes einnehmen. Die Annahme der rein mechanistischen („zufälligen") Entstehung eines Lebensstoffes aber, der unmittelbar mit beiden angedeuteten Einrichtungen versehen ist, dürfte beim derzeitigen Stande unseres Wissens als begründete Hypothese nicht anzusehen sein.

2. Die Lehre, derzufolge die höheren Organismen durch Entwickelung aus primitiven Urwesen hervorgegangen sind, scheint Verf. gut begründet zu sein. Es fragt sich aber, ob die Entstehung der hochkomplizierten Lebensformen durch rein mechanische Ursachen heute schon erklärt werden kann, Ursachen, die nicht mit den Thesen des Monismus im Widerspruche stehen. Verf. bemüht sich nun zunächst zu zeigen, dass der Begriff Zweckmäßigkeit, richtig definiert, naturwissenschaftlich zu Recht besteht, und ein schwieriges, mechanistisch keineswegs gelöstes Problem umfasst: Zweckmäßiges Geschehen zeichnet sich stets durch die Vielheit seiner Einzelgeschehen aus, die aber gerade in der bestimmten, beobachteten Anzahl und Reihenfolge eintreten müssen, soll das Resultat, „der Zweck" zustande kommen. Und hierdurch verraten jene Einzelgeschehen, dass sie alle in bestimmter Beziehung zu diesem Zwecke stehen, einer Beziehung, die hier schon zwischen erstem und letztem Gliede dieser „mittelbaren Kausalkette" besteht. In den „unmittelbaren Kausalketten" des anorganischen Geschehens können wir hingegen solche bestimmten Beziehungen nur zwischen Nachbargliedern nachweisen. Als „Zweck" in der Biologie ist allgemein das „Leben" zu definieren, im einzelnen aber jede (Organ-)Leistung, die zur Ermöglichung des Lebens beiträgt.

Darin, dass (fast) jede biologische Leistung notwendigerweise aus einer bestimmt geordneten Vielheit von Einzelgeschehen besteht, liegt die große Schwierigkeit, die sich dem Erklärungsversuch Darwin's entgegenstellt, wenn er wenigstens als mechanistische Lösung unseres Problems aufgefasst werden soll. Gewiss mag es ateleologische Variation und Mutation geben, gewiss kann durch Selektion aus diesen Nützliches herausgelesen werden. Allein, diese so überwiegend behandelte Form der Fragestellung berührt das Problem nicht, dessen Lösung die Naturphilosophie bedarf. Es ist ganz etwas anderes, ob ein vorhandenes Bein etwa durch Variation und Zuchtwahl vergrößert wird, oder ob durch diese Faktoren ateleologisch ein Menschenauge mit seinen komplizierten Mechanismen entstehen soll. Und in diesen, wie in wohl allen physiologischen Mechanismen, ist jeder funktionsfähige Teil nur als „Vielfaches", in bestimmter Zahl und Anordnung, denkbar (Beispiel: Akkommodationsapparat u. a.). Ein Aufteilen solcher „Vielfachen" in Einzel-

faktoren, die an sich selbst existenz- und vor allem züchtungsfähig sind, ist wohl in den meisten Fällen, bei sachkundiger Analyse, zur Zeit nicht möglich. Dass Variation (Mutation) zufällig auch komplexe Neuerungen schafft, könnte „verständlich" sein; dass aber diese Komplexe gerade aus den bestimmten Faktoren, in der bestimmten Anordnung bestehen sollten, wie dies jede physiologische Mechanik voraussetzt, ist trotz großer Zeiträume und Individuenzahl so enorm unwahrscheinlich (im Sinne der Wahrscheinlichkeitsrechnung), dass eine Hypothese, die mit solchen Annahmen rechnen muss, nicht wohl als begründet bezeichnet werden kann.

Der Neolamarckismus, dies anerkennend, schreibt dem Leben schlechthin die Fähigkeit zu, nach Bedarf (durch „Reaktion" auf die Umwelt) solche „Vielheiten", d. i. Zweckmäßigkeiten zu erzeugen. Damit ist aber die Zweckmäßigkeit, als, zu bestimmtem Endziele in bestimmter Weise synthetisierendes Prinzip nicht beseitigt, sondern erst recht anerkannt. Will daher der Lamarckist Monist bleiben, so muss er auch in der toten Natur Zweckmäßigkeit annehmen. Wir kennen aber in ihr keinen dem Leben der Organismen vergleichbaren Zweck, und keine Bildung einer notwendigen Vielheit, durch die ausschließlich solch ein Zweck erreicht werden könnte. So ist auch diese Überbrückung der Kluft zwischen Organismen und Anorganen reine Annahme, keine begründete Hypothese [1]).

3. Die psychologische Frage. Verf. untersucht die biologischen Grundlagen des Monismus, er bemüht sich hier also nur zu zeigen, dass Biologie, trotz aller von ihr festgestellter Beziehungen zwischen Psyche und Physis, die Kluft, die zwischen beiden besteht, nicht zu überbrücken vermag. So beispielsweise durch folgende Überlegung: Grundlage der Naturwissenschaft ist das Erkennen. Über unser Erkenntnisvermögen hinaus kann Naturwissenschaft nicht gehen. Das Erkenntnisvermögen gibt uns nun aber tatsächlich zweierlei: die Dinge der Außenwelt und die Vorgänge des Bewusstseins; beide zu identifizieren erlaubt unser Erkenntnisvermögen nicht. „Unser Erkenntnisvermögen täuscht sich", sagt der materialistische Monist, „unser Bewusstsein ist nur die subjektive Erscheinungsform eines physiologischen Vorganges".

1) Was in der toten Natur entsteht, muss so, und nicht anders entstehen (denknotwendig). Ein Fluss mag einem Kinde zweckmäßig erscheinen. In Wirklichkeit aber muss, wenn es auf Bergen regnet, das Wasser sich daselbst ansammeln, um dann der Schwere folgend, dem tiefst erreichbaren Punkte zuzuströmen. Das Zusammentreffen all der vielen Einzelfaktoren hingegen, die zum Leben notwendig sind, dazu in der notwendigen Reihenfolge, ist nichts weniger als denknotwendig. Nur auf diesem Gegensatz kann unsere Definition des Zweckmäßigen beruhen. Beruht aber der Begriff auf dem Gegensatz, so bedeutet Beibehaltung des Begriffs auch Anerkennung des Gegensatzes!

Mag sein, aber unser Erkenntnisvermögen spricht nur von zwei inkommensurabeln Größen. Sie mögen an sich identisch sein, wir erkennen sie als durchaus heterogen. „Nein", sagt der Psychomonist, „die Dinge der Außenwelt sind uns lediglich als Bewusstseinsinhalte gegeben, diese aber sind psychisch, es gibt also nur Psychisches". Mag sein; aber unser Erkenntnisvermögen sieht in den Bewusstseinsinhalten, die wir Dinge der Außenwelt nennen, etwas, das mit den Bewusstseinsvorgängen inkommensurabel ist. Niemand hindert mich, mein Erkenntnisvermögen anzuzweifeln; womit aber soll ich seine Fehler nachweisen, da ich doch nur mit meinem Erkenntnisvermögen selbst erkennen kann? Wenn meine Augen konsequent rot statt grün sehen, wie kann ich das mit meinen eigenen farbenblinden Augen beweisen? Bleibe ich Naturforscher, so gibt es für mich nur das Material meines Erkenntnisvermögens, und in ihm sind Psychisches und Physisches zweierlei[2]).

Philosophischer Monismus mag so berechtigt sein, wie jedes andere System; aber die Biologie kann ihm nicht leisten, was er von ihr zu erwarten verpflichtet war. Eine wohlbegründete Basis gewährt derzeit die Biologie dem Monismus nicht. — Den Entwickelungsgedanken, dessen unendliche Tragweite niemand besser erkannt hat, als Goethe, hat die Biologie der Philosophie begründen helfen. Die psychologische Frage zu lösen erscheint für die Biologie derzeit keine dankbare Aufgabe. So wird ihre vornehmste Arbeit im Dienste allgemeinster menschlicher Erkenntnis sein müssen, das Wesen organischer Zweckmäßigkeit zu erforschen.

Brehm's Tierleben.

Vierte, vollständig neubearbeitete Auflage, herausgegeben von Otto zur Strassen. 6. Bd. Vögel, 1. Bd. Neubearbeitung von William Marshall †, vollendet von F. Hempelmann und O. zur Strassen. Mit 100 Abbild. im Text, 36 Tafeln von verschiedenen Künstlern und 14 Tafeln nach Photographien. Gr. 8. XVI u. 498 S. Leipzig und Wien. Bibliograph. Institut. 1911.

Die neue Auflage von „Brehm's Tierleben" ist auf 13 Bände berechnet. Zuerst ausgegeben ist der 6. Band, der erste der vier die Vögel behandelnden. Die Neubearbeitung des ganzen Werkes hat O. zur Strassen übernommen; die Bearbeitung der einzelnen Abteilungen ist einer Reihe bewährter Fachkenner übergeben. Über die Gesichtspunkte, welche der Neubearbeitung zugrunde liegen, äußert sich der Herausgeber in einem Vorwort dahin, dass es sein Bestreben war, die Vorzüge, denen das Werk seine Berühmtheit

2) Verf. bemerkt ausdrücklich, dass er mit dem Gesagten keineswegs für Dualismus irgendwelcher Art eintreten will.

verdankt, die frische Lebendigkeit, den Reichtum des Inhalts und die Allgemeinverständlichkeit der Darstellung unvermindert zu erhalten. Andererseits aber sollte die große Errungenschaft der Neuzeit, der Entwickelungsgedanke, stärker als bisher zum Ausdruck kommen. Deshalb wurde auch die Anordnung dahin geändert, dass mit den einfachsten Lebewesen begonnen und zu den höchsten aufgestiegen wurde. Dann aber sollte überall, soweit unsere Kenntnis reicht, auf Abstammung und Blutsverwandtschaft der Tiere bezug genommen, auch mehr als bisher auf den anatomischen Bau und auf die Funktion der inneren Teile der Geschöpfe eingegangen werden. Das Psychologische musste unserer jetzigen Auffassungsweise angepasst werden.

Die Bearbeitung der Vögel hatte William Marshall übernommen. Sein Manuskript war in den Hauptzügen vollendet, als ihn der Tod an der Fertigstellung verhinderte. Diese übernahm F. Hempelmann, die letzte Überarbeitung besorgte der Herausgeber des ganzen Werkes, O. zur Strassen. Die Einteilung wurde nach Gadow's natürlichem System geordnet, die Beschreibung der Eier und Gelege von Eugen Rey durchgesehen.

Die Ausstattung wurde durch Beigabe zahlreicher, zum Teil farbiger Tafeln bereichert, welche neben den Holzschnitten und photographischen Abbildungen dem vorliegenden Buch zu besonderer Zierde gereichen. Sie rühren fast alle von Wilhelm Kuhnert her. Sicherlich haben solche künstlerische Darstellungen stets etwas Subjektives an sich. Sie sind sozusagen durch das Temperament des Künstlers gesehen. Aber gerade darum haben sie oft mehr innere Wahrheit als die nur einen zufällig angetroffenen Zustand festhaltenden Photographien. Und in einem Werke wie dem vorliegenden tragen sie mehr als andere, vielleicht „naturgetreuere" zur Hebung des ganzen Bildes bei. Ich zweifle nicht im geringsten, dass Brehm's Tierleben auch in dem neuen Gewande den altbewährten Ruf, ein Lieblingsbuch des Volkes zu sein, sich erhalten und zu den alten Freunden sich neue erwerben werde, wenn, woran nicht zu zweifeln, die folgenden Bände das halten, was der vorliegende verspricht. Möge es auch ferner dazu beitragen, die Kenntnis der Tierwelt in weiten Kreisen zu fördern und manchem angehenden Zoologen die Grundlage zu weiteren, eingehenden Studien zu liefern. P.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27. Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. 15. November 1911. № 22.

Inhalt: Ulehla, Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung (Fortsetzung). — Doflein, Über den Geruchssinn bei Wassertieren. — Woltereck, Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. — Branca, Meine Antwort auf Pater Wasmann's Erklärung.

Ultramikroskopische Studien über Geifselbewegung.

Von Vladimír Ulehla.

(Fortsetzung.)

Familie *Peranemaceae.*

Peranema trichophorum wurde in *Chlamydomonas*-Kulturen häufig gefunden. Der Körper ist farblos, bilateral symmetrisch, mit einer Kutikula, deren Streifen im Dunkelfeld leuchten. Die einzige Geißel ist am Vorderende inseriert, wo sich auch ein Staborgan befindet. Über die Insertion der Geißel siehe besonders Hartmann und Chagas (1910). Die Geißel ist ein Riesengebilde, viel länger als der große Körper, sehr dick, und, was sonst nicht zutrifft, dem Ende zu etwas verschmälert. Im Dunkelfeld erschien sie deutlich bandförmig, sie verriet auch eine komplizierte Struktur, die am besten der von Künstler (1882) beschriebenen entsprechen würde. Doch soll das hier weiter nicht berücksichtigt werden. Jedenfalls zeigt sie keine einfachen „Achsenstäbe", wie häufiger beschrieben. Klebs beschreibt ein stückweises Abwerfen dieser Geißel, das habe ich auch häufig gesehen. Der Geißelstummel wächst von neuem aus, in $^1/_2$—1 Stunde erreicht er wieder die volle Geißellänge, doch ist diese neue Geißel dann viel unempfindlicher.

Die Bewegung ist ein langsames Kriechen am Substrat. Der Körper kriecht aktiv, mit langsamer Rotation im Sinne der Kutikulastreifen. Die Geißel gleitet, vor dem Körper gestreckt, dem Substrat ganz anliegend. Nur die Spitze macht schlängelnde Bewegungen. Das kann man alles mit Hellfeld sehen (siehe z. B. Bütschli [1878]). Wegen der scheinbar geringen Tätigkeit wurde die Geißel nur für ein Tastorgan gehalten. Man sieht auch, dass, wenn der Körper nach einer Reizung stark metabolisch wird, die Geißel sich in großen Raumwellen krümmt und von dem Körper passiv mitgeschleppt wird.

Im Dunkelfeld konnte ich sehen, dass die scheinbar passiv voran gleitende Geißel in ihrer ganzen Länge aktiv ist. Es verläuft in ihr, wenn sie sich von dem Substrat durch dessen Unebenheiten etwas abhebt, ein Zittern, das sich nach außen als sehr kurze und zarte Wellen, die die gerade Gestalt der Geißel kaum deformieren,

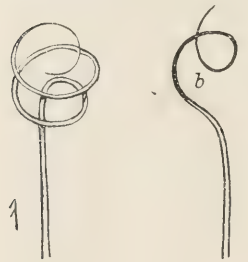


Abb. 38. Abb. 39.

Abb. 38. *Peranema trichophorum.* Geißelspitze in Raumwellen eingekrümmt. Von oben gesehen.

Abb. 39. *Peranema trichophorum.* Geißelspitze in Raumwellen eingekrümmt. Die Achse des umschwungenen Raumes steht schief. (*a*) schematisch, von der Seite. Die dem Körper zugewandten Stellen der Raumwellen aufleuchtend.

äußert. Die Geißel gleitet aktiv wie eine Schlange. Die Spitze hebt sich ab vom Substrat. Es verlaufen an ihr zwei Raumwellen, die, wie überall, wo es sich mit einer gewissen Sicherheit feststellen lässt, an der Basis ihren Ursprung nehmen. Sie verlaufen nicht so rasch, dass ein Lichtraum entsteht. Die Achse des elliptischen Zylinders, den die Geißelspitze umschwingt, fällt manchmal in die optische Achse des Mikroskops, manchmal steht sie etwas schief (Abb. 38). Wenn sie senkrecht steht, beobachtet man die Raumwellen in der Aufsicht. Dann umschreibt die Spitze fast einen Kreis (Abb. 38, 39 *b*), sie wird abwechselnd hell und dunkel, ebenso die übrigen Stellen. Die leuchtenden Stellen liegen alle an der dem Körper zugekehrten Seite, hier erfolgt der Schlag (Abb. 39 *a*), der wieder wie ein Ruderschlag wirkt. Eine Rotation des Körpers wird bei dieser Stellung der Spitze für gewöhnlich nicht beobachtet; sie tritt ein, wenn der umschwungene Raum sich schief nach vorn neigt.

Durch hohe Lichtintensität wird der Körper in starke und andauernde Metabolie versetzt, er zieht sich für kurze Zeit manchmal ganz zusammen. Dabei konnte ich eine andere Beobachtung machen,

die im Hellfeld nicht zu machen ist. Die Geißel kriecht nämlich während der Metabolie des Körpers, durch die er sich von dem Substrat ganz abheben und frei schweben kann, auf dem Substrat weiter. Dazu hebt sich auch noch die Basalhälfte der Geißel manchmal vom Substrat ab; jetzt gleitet nur ein kleiner, mittlerer Teil der Geißel wie ein Schlitten auf dem Substrat. Da ist offenbar die Tätigkeit der Geißelspitze Ursache der Fortbewegung, zumal in diesem Falle die Bewegung viel rascher vor sich geht als wenn der Körper dem Substrat anliegt. Man kann annehmen, dass durch das Gleiten des Körpers die Bewegung gehemmt wird. Es ist also die Geißel als ein Fortbewegungsorgan anzusehen.

Wenn die äußerste Spitze abgeworfen wird, bewegt sich die Geißel etwas anders, ganz anders, wenn weitaus der größte Teil abgeworfen wird. Doch wollen wir diese Erscheinungen, die einen pathologischen Charakter tragen, hier nicht weiter verfolgen.

Es gelangten auch andere *Peranemaceae* zur Beobachtung, so *Entosiphon sulcatum*, *Heteronema spirale* u. s. w., aber doch nicht häufig genug, um die Einzelbeobachtungen verallgemeinern zu können. Sie gaben eine Fluchtreaktion; *Heteronema* führte mit der Schwimmgeißel eine doppelte Funktion aus. Diese Schwimmgeißel löst sich in einem Lichtraum auf, der schmal ist, stark an *Monas* erinnert und sich in Vorderstellung befindet. Er ist über den Körper, der an der Unterlage mittelst der Schleppgeißel gleitet, gebogen, und er führt dabei ununterbrochene Krümmungen im Sinne der Biegung aus, ähnlich wie der Lichtraum bei *Monas*, aber so rasch und kontinuierlich, dass er dabei die Tätigkeit einer schlagenden Cilie ausübt. Die Tätigkeit der Geißel ist hier also recht kompliziert.

B. *Bakterien.*

Von allen beweglichen Organismen waren die Bakterien die letzten, bei denen die Geißeln und ihre Funktion festgestellt wurden. Auch als der Nachweis der Bakteriengeißeln schon erbracht war, hat man sie für untätige Anhängsel gehalten und die Bewegung auf osmotische Differenzen u. s. w. zurückgeführt. Das Hauptverdienst an dem Studium der Bakteriengeißeln gehört A. Fischer (1895), der sie mit der Löffler'schen Methode fixierte. Doch, um sie am Leben in ihrer Tätigkeit zu verfolgen, bedarf es der ultramikroskopischen Methode. Mit dieser, speziell mit dem Reichert'schen Spiegelkondensor hat C. Reichert (1909)[22]) zuerst die Bakterien in Bewegung studiert. Er hat die verschiedenen Arten von Körperbewegung auf die Geißelbewegung zurückgeführt. Seine Ergebnisse hat dann Fuhrmann (1910) bestätigt.

22) Daselbst auch Literatur.

Ich will zuerst einiges aus meinen eigenen Beobachtungen mitteilen.

Spirillum undula wurde aus frischen *Saprolegnia*-Kulturen gewonnen. Der Körper schwimmt abwechselnd nach vorn und rückwärts. Alle Geißeln sind dabei an beiden Polen in einen ganz kurzen, dicken Zopf (Reichert, Fuhrmann) zusammengeflochten. Es ist, wie Reichert hervorhebt, bei dem Schwimmen nur die dem Körper nacheilende Geißel tätig. Die andere schlägt sich bei dieser Art nicht um den Körper, sie bleibt schief nach vorn gerichtet, was für ihre große Steifheit spricht. Die freischwimmenden Individuen zeigen jetzt einen Lichtraum, der bei der Rotation nie strichförmig wird, folglich einen Kegel vorstellt (Abb. 41 *a*, *b*). Die Länge seiner Konturen gleicht derjenigen der Geißel selbst; schon hieraus muss man schließen, dass die Geißel den Lichtraum nur umschwingt, sich folglich nicht in Wellen oder Schrauben be-

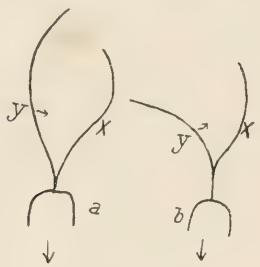


Abb. 41 *a—b*.

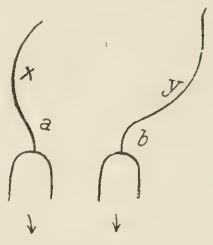


Abb. 42 *a—b*.

Abb. 41 *a—b*. *Spirillum undula*. Körperende mit der tätigen Geißel. Geißel im Lichtraum aufgelöst, bei *x* erfolgt der Schlag.

Abb. 42 *a—b*. *Spirillum undula*. Die Geißel in *a* zu Beginn des Schlagens, hier die Kontraktion mit einem wirksamen Schlag. In *b* folgt die Dilatation.

wegt. Wenn man weiter das Individuum verfolgt, das im Begriff ist, die Richtung umzukehren, sieht man, dass die bisher nach vorn gestreckte, untätige Geißel sich unter Aufleuchten stark kontrahiert (Abb. 42 *a*), was sehr schnell geschieht, und dann langsamer zu der entgegengesetzten Seite des Körpers sich dilatiert (Abb. 42 *b*). Der Lichtraum, der sich nun bildet, hat zunächst die Gestalt, wie sie Abb. 41 *a* zeigt, beim raschen Schwimmen dann die Gestalt wie in Abb. 41 *b*. Inzwischen ist die bisher tätige Geißel ruhig geworden und der Körper wird nach einem momentanen Stillstehen nach der entgegengesetzten Seite hin eingeschraubt.

Der Kegel, den die Geißel umschwingt, ist nicht symmetrisch. Zu seiner konvexen Seitenkontur hin erfolgt durch die gewaltige und plötzliche Kontraktion der Schlag. Durch die Kegelschwingung selbst kann die Geißel den Körper wie einen Propeller vorwärts treiben; die Rotation und im Zusammenhang mit ihr auch z. T. das Einschrauben des Körpers wird dadurch bedingt, dass die Geißel

seitlich, der Achse des schraubig gewundenen Körpers zu, schlägt und ihn einschraubt.

Bei *Spirillum volutans* ist die Geißel länger und etwas biegsamer. Die Vordergeißel wird entweder, wie es Reichert schildert, rückwärts um den Körper geschlagen, oder sie bleibt nach vorn gerichtet. Die tätige Geißel verschwindet wieder in einem Lichtraum (Abb. 43 *a*, *b*), der asymmetrisch ist. Die konvexe Seite ist mehr gekrümmt und leuchtet stärker. Wie sich wieder während der Umkehr der Bewegung feststellen lässt, erfolgt dieser Seitenkontur zu der Schlag. Dabei kontrahiert sich die Geißel zu einer ganzen Schraubenwindung; der entgegengesetzten Seitenkontur zu dilatiert sie sich vollständig. Die „Schraube" wird also bei jeder Umdrehung der Geißel um die Längsachse des Lichtraumes von neuem gebildet, sie kann folglich als solche gar nicht oder nur teilweise zu der Fortbewegung dienen. Wirksam ist hier wieder nur der Schlag.

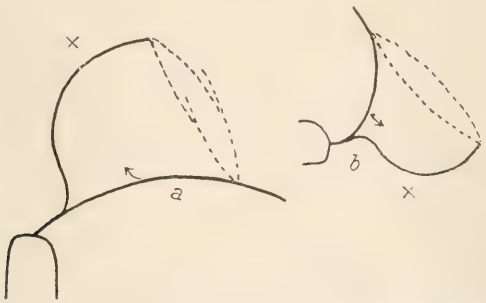


Abb. 43 *a—b*. Dasselbe Bild bei *Spirillum volutans*.

Clostridium spec. Diese Stäbchenbakterien, die in Infusionen dichte, weiße Schleimmassen bilden, sind schon mit schwachen Vergrößerungen sichtbar und gekennzeichnet durch eine zitternde, langsame, ziemlich geradlinige Bewegung, deren Richtung ununterbrochen wechselt.

Im Ultramikroskop sind die Geißeln sehr schön sichtbar. Sie sind an beiden Enden des Körpers inseriert (Abb. 40 *e*). Während der Bewegung ist wieder nur die nach hinten gerichtete Geißel tätig (Abb. 40 *a*). Die nach vorn gerichtete Geißel ist in breiter Schraube um den Körper gewunden. Die tätige Geißel bildet keinen Lichtraum, sie ist in viele kleine, steile Schraubenwindungen tordiert; die steileren Strecken dieser Schraube leuchten intensiver. Die Schraube verschiebt sich langsam der Spitze zu. Die einzelnen Verschiebungen erfolgen stoßweise und werden durch Kontraktionen an der Basis eingeleitet. Des langsamen Verlaufes dieser Bewegung wegen entsteht kein Lichtraum. An der Basis entstehen zwar Doppelbilder (Abb. 40 *g*); sie sind aber auf das Oszillieren der

Körperachse zurückzuführen; dieses letztere aber ist durch die Geißelstöße bedingt. Sie sind mit den Doppelbildern zu vergleichen, die bei einer exzentrisch rotierenden Schraube entstehen. Hinter der Basis verläuft dann die Schraube einfach. Durch diese Tätigkeit

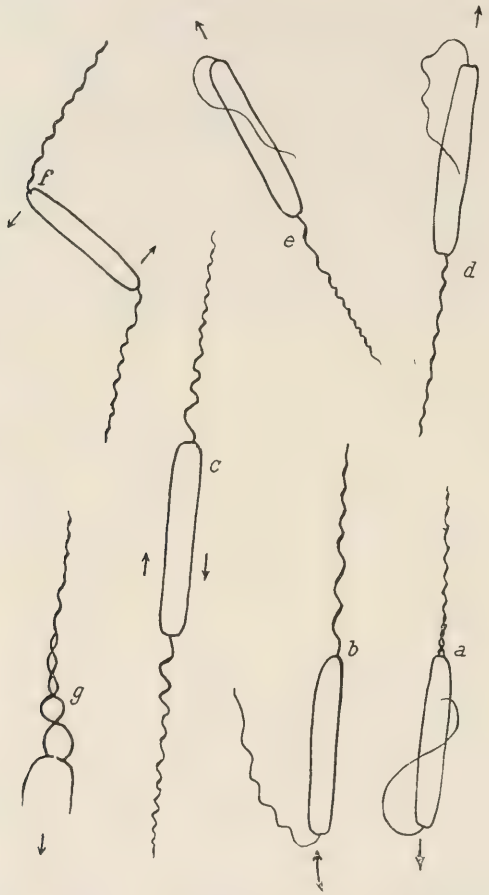


Abb. 40. *Clostridium* spec. *a*) Ein schwimmendes (gleitendes) Individuum. Die hintere Geißel allein tätig. *a—e*) Umkehrung der Bewegungsrichtung, hergestellt durch das Ausstrecken der vorderen untätigen Geißel und Umlegen der bisher tätigen. *f*) Ein Fall, in dem beide Geißeln tätig bleiben. Das Individuum dreht sich auf der Stelle. *g*) Basalteil der tätigen Geißel vergrößert. Zeigt Doppelbilder der exzentrischen Schraube.

der Geißel wird der Körper langsam, unter Rotation, nach vorn getrieben. Doch genügt die entwickelte Energie nicht, um den Körper frei im Wasser zum Schwimmen zu bringen. Sobald der dicke, zähflüssige Schleim, in dem sich diese Clostridien in der Natur bewegen, zwecks der Beobachtung mit Wasser verdünnt wird, gleiten die Individuen mit der tätigen Geißel an der Deckglas- oder

Objektträgerfläche, wobei der Körper unter einem kleinen Winkel frei ins Wasser ragen kann.

Der Übergang in die entgegengesetzte Schwimmrichtung wird durch die Abb. 40 *a—e* dargestellt.

Wenn, was vielleicht als Fluchtreaktion aufzufassen ist, beide Geißeln eine Weile tätig bleiben, wirken sie auf den Körper wie ein Kräftepaar mit einem Drehungsmoment (Abb. 40 *e*). Der Körper wird dadurch in eine andere Richtung gebracht und kann sich so von der Stelle des Reizes entfernen.

Wir können zu der Tätigkeit der Clostridiumgeißel kaum ein Analogon unter den anderen untersuchten Organismen finden. Ähnlich benimmt sich die Geißel II der *Marchantia*-Spermatozoiden (siehe diese). Auch hier sieht man keinen Lichtraum; an der Geißel verlaufen langsam steife und steile Kontraktionen, und zwar werden diese auch stoßweise an der Basis eingeleitet. Diese beiden Organismen bewegen sich in einem Schleim von zähflüssiger Konsistenz, und so können wir die langsame Tätigkeit verstehen, die aber eine spezifische Eigenschaft dieser Organismen vorstellt, die also auch in weniger zähflüssigem Medium fortgesetzt wird.

Reichert hat viele Bakterienarten studiert und an ihnen ganz allgemein gefunden, dass die Geißel sich ungefähr so bewegt, wie wir es soeben für *Clostridium* geschildert haben. Er hat diese Beobachtungen zu einer allgemeinen Theorie (siehe S. 4, 15) erweitert, deren Richtigkeit auch für Flagellaten und Schwärmsporen er annehmen zu dürfen glaubt. Da er seine Bakterien in konsistenter Gelatine beobachtete, möchte ich vermuten, dass alle seine Beobachtungen sich auf Individuen beziehen, die nicht die normale Geißelbewegung zeigen, sondern eine durch die Konsistenz des Mediums wesentlich modifizierte (siehe auch bei *Chlamydomonas*).

C. *Chlorophyceae.*

Diese Gruppe von Organismen ist auf ihre Bewegung hin schon von Naegeli (1860) gut untersucht worden. Er hat besonders *Tetraspora* Schwärmer studiert. Später[23]) hat sich besonders Pfeffer (1884) mit *Chlamydomonas*, Pringsheim (1860) mit kopulierenden *Pandorina*-Schwärmern, Strasburger (1878) mit vielen Schwärmern, Klein (1889), Oltmanns (1892), Kirchner (1883) und A. Meyer (1896) mit *Volvox*, Jost (1895) mit *Coleochaete*, Migula (1890) mit *Gonium*, Klebs (1896), Unger (1843) mit verschiedenen Schwärmern u. s. w. beschäftigt. Alle die genannten und nicht genannten Forscher haben zwar die Art der Körperbewegung feststellen können, es war

23) Vergleiche außerdem Cohn (1853), Klebs (1883), Rostafinski (1875), Dangeard (1898), Wille (1903), Prowazek (1901), Goroschankin (1890), Dill (1895), Bütschli (1883—1887), Blochmann (1884, 1895), Merton (1908) und viele andere.

ihnen aber nicht möglich, das Verhalten der Geißeln während des freien Schwimmens zu beobachten; denn selbst bei größeren Formen, wie *Chlamydomonas Braunii* und ähnlichen verschwinden die Geißeln immer dann, wenn sie in ein rasches Schlagen übergehen. (Im Dunkelfeld bleiben dagegen die Geißeln respektive die von ihnen gebildeten Lichträume immer sichtbar.)

Was das Material anlangt, so bekam ich *Volvocales* zwar nicht in Reinkulturen, aber trotzdem manchmal ganz rein, entweder aus den Tümpeln der Strasburger Umgebung oder aus durch Fäulnis gewonnenen Kulturen, die teilweise nach den von Jacobsen (1910) gemachten Erfahrungen hergestellt wurden. Schwärmer von grünen Algen gewann ich, nachdem ich viele Methoden im Sinne von Klebs (1896) ausprobiert habe, am sichersten nach Vorschrift von Walz (1868) durch Übertragen einer gesunden Kultur in frisches Wasser und Verdunkelung derselben bis zum nächsten Tage.

Es wurden verschiedene Familien untersucht, nur waren leider gerade die höchst interessanten großen *Oedogonium*- und *Vaucheria*-Schwärmer wegen ihres Leuchtens gänzlich untauglich und es gelang mir nicht, Schwärmer von einigen recht kleinen *Oedogonium*-Arten, die möglicherweise brauchbar wären, in genügender Menge zu bekommen. Von den übrigen soll nur über das Wichtigste berichtet werden.

Familie *Chlamydomonadaceae.*

Von *Chlamydomonas Braunii* und von anderen Arten wurden vegetative Individuen und Schwärmer, resp. Gameten untersucht.

Die *Chlamydomonas*-Gameten, die sich nicht immer identifizieren ließen, haben einen zylindrischen Körper und Geißeln von Körperlänge. Die Geißeln sind ziemlich starr, keiner „Schlängelung" fähig, hier und da klebrig, gleich dick bis zur Spitze und von kreisförmigem Querschnitt.

Die Körperbewegung entspricht ganz den Beschreibungen Naegeli's. Der Körper rotiert um seine Längsachse, zugleich beschreibt er eine Schraube um die ideale Achse der Vorwärtsbewegung. Da eine Körperumdrehung einem Gang der Schraube entspricht (vgl. Naegeli [1860], Jennings [1910], Reichert [1909], siehe bei Cryptomonaden), so kehrt der Schwärmer immer dieselbe Körperseite der Schraubenachse zu. Bei einem Schraubenumgang legt er einen Weg von ungefähr seiner fünffachen Körperlänge zurück, die Rotation verläuft im Vergleich mit der hohen Schnelligkeit der Vorwärtsbewegung langsam.

Bei dieser normalen Schwimmbewegung sind beide Geißeln in Lichträumen mit gleich intensiv leuchtenden Seitenkonturen aufgelöst. Die Gestalt der Lichträume ist aus Abb. 44 ersichtlich. Sie befinden sich während des normalen Schwimmens in der Mittel-

stellung. Die hintere Seitenkontur leuchtet manchmal stärker auf. Dieses Aufleuchten erfolgt, wie es scheint, an den beiden Lichträumen abwechselnd. In der Ansicht von oben sind die Lichträume fast strichförmig, sichelförmig gekrümmt, die Enden besonders stark und zwar bei den beiden Lichträumen in demselben Sinne. Es scheint mir fast sicher, dass die feinere Struktur und Gestalt des Lichtraumes je nach der Art in nicht wesentlichen, aber doch konstanten Merkmalen verschieden ist. Das könnte aber nur durch Studium von Reinkulturen entschieden werden. Wenn die Bahn

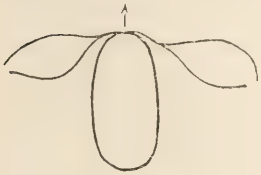


Abb. 44.

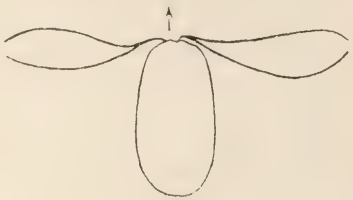


Abb. 46.

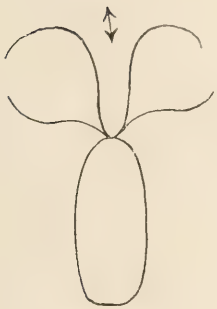


Abb. 47.

Abb. 45.

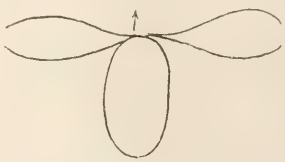


Abb. 48.

Abb. 44—53 Gameten von *Chlamydomonas Braunii*.

Abb. 44. Vorwärtsschwimmen. Lichträume in Seitenstellung.
Abb. 45. Schema der Schraubenbahn. Bei α und γ die Lichträume verdeckt.
Abb. 46. Strecken der Lichträume nach vorn bei schwacher Reizung.
Abb. 47. Lichträume in Vorwärtsstellung bei starker Reizung. Vorwärtsbewegung fast sistiert.
Abb. 48. Breites Kreisen.

mit der Objektträgerebene parallel verläuft, sieht man die Lichträume abwechselnd erscheinen und verschwinden. Das wird aus dem über die Schraubenbahn Gesagten verständlich; an den Seiten liegen die Lichträume (Abb. 45 α, γ) über oder unter dem Körper und werden durch sein Leuchten verdeckt. Da der Körper während der normalen Schwimmbewegung der idealen Bewegungsachse im ganzen parallel bleibt, entsteht im Auge der Eindruck eines Schaukelns zwischen den extremen Lagen α und γ (Abb. 45). Die parallele Stellung des Körpers wird dadurch bedingt, dass beide Lichträume dieselbe Gestalt und Stellung aufweisen.

Dieses Gleichgewicht wird geändert, wenn der Körper in eine Reizbewegung gerät.

Chlamydomonas reagiert auf Licht, auf Kontakt- und mechanische Reize, wie es von Strasburger (1878) und besonders Pfeffer (1884) studiert wurde, mit einer prompten Reaktion im Sinne von Jennings. Nach verschiedenen Reizen waren die Bewegungsmodi dieselben, wie auch bei allen anderen Formen; es genügt daher, wenn ich mich auf die Schilderung der Reizerfolge beschränke, die durch die hohe Lichtintensität der Dunkelfeldmethode bedingt werden. Auf eine schwache Reizung hin tritt eine Retardierung in der Bewegungsgeschwindigkeit ein und die bisherige Richtung wird nicht so starr eingehalten. Die Lichträume zeigen dabei eine zunächst noch geringe Verschiebung aus der Seitenstellung nach vorn (Abb. 46). Je weiter nach vorn sie sich heben, desto langsamer wird das Vorwärtsschwimmen und die Rotation hört dann allmählich auf. Zugleich verändert sich auch die Gestalt der Lichträume (Abb. 47); sie sind in der typischen Vorwärtsstellung jetzt in der Aufsicht nicht mehr sichelförmig, sondern ähnlich wie in der Seitenansicht, sie haben also einen etwa kreisförmigen Querschnitt.

Wenn der Lichtraum etwas von der Seitenstellung nach vorn rückt, ohne gleich die typische Vorwärtsstellung einzunehmen, kommt für gewöhnlich die zweite Stufe der Fluchtreaktion, das breite Kreisen zustande. Dieses (Abb. 48) besteht darin, dass das Individuum mit oder ohne Rotation dicht am Deckglas oder Objektträger Kreise ausführt, die als flachgedrückte, sehr breite Schrauben, deren Achse mit der Tubusachse des Mikroskops zusammenfällt, aufzufassen sind (siehe *Monas*, *Cryptomonas* u. s. w.). Der mehr nach vorn gestreckte Lichtraum geht in dem Kreisen voran; in Abb. 48 erfolgt das Kreisen in der Richtung der Pfeile.

In einem freien Wassertropfen würde dieser Vorgang so verlaufen: Die Lichträume heben sich etwas der Vorwärtsstellung zu, daher kommt eine Verlangsamung der Bewegungsschnelligkeit. Sie stellen sich weiter etwas schief, daher kommt eine bedeutende Erweiterung der Schraubenbahn. Der Körper schwimmt jetzt nicht mehr parallel der Schraubenachse, sondern in der Schraube selbst.

Wenn die Reizung verstärkt wird oder plötzlich auf ein sensibles Individuum einwirkt, tritt eine Schreckreaktion ein. Pfeffer (1884) hat sie für vegetative Individuen als ein „Zurückprallen" geschildert und gefunden, dass sie z. B. auf jeden starken Wechsel in der Beleuchtung erfolgt. Tatsächlich kann man im Dunkelfeld diese Schreckreaktion unzähligmal dadurch auslösen, dass man rasch den Spiegel dreht. Außer dem Zurückprallen fand ich aber bei den Gameten und jungen Schwärmern ein anhaltendes Zurückschwimmen. Das kann mit der Stellung der Geißeln, wie sie Abb. 46 zeigt, beginnen. Dann verschwindet der Lichtraum plötz-

lich und an seiner Stelle werden die Geißeln sichtbar (Abb. 49 *a*); sie werden in demselben Moment nach vorn geschlagen (Abb. 49 *b*, 50) und zeigen dann eine scharfe Einbiegung an der Basis (*x*), die besonders stark leuchtet. Manchmal flechten sich die Geißeln[24]) in-

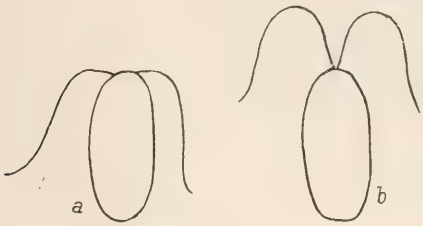


Abb. 49 *a*, *b*.

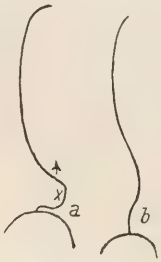


Abb. 50 *a*, *b*.

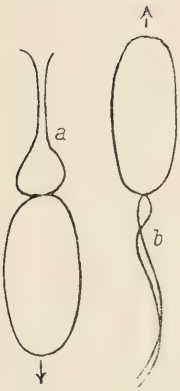


Abb. 51 *a*, *b*.

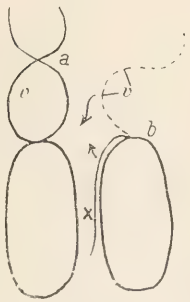


Abb. 52 *a*, *b*.

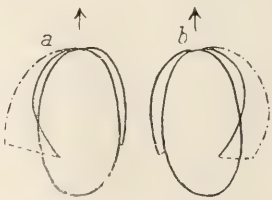


Abb. 53 *a*, *b*.

Abb. 49. Schreckmoment. Lichtraum verschwunden. Geißeln sichtbar.
Abb. 50. Geißeln im Schreckmoment nach vorn geschlagen. Basalstück bei *a* kontrahiert, bei *b* dilatiert.
Abb. 51. *a*) Rückwärtsschwimmen, Geißeln in abwechselnder Dilatation und Kontraktion begriffen.
b) Rückwärtsschwimmen mit Rotation, die Geißeln verflochten.
Abb. 52. Schreckmoment während des Vorwärtsschwimmens. *a*) Geißeln vorwärts geschlagen. *b*) Geißeln (nur eine gezeichnet). Lage der Geißel zu Beginn des Schlages (punktiert) und zum Ende des Schlages (ausgezogen).
Abb. 53. Individuen in Gelatine schwimmend.

einander. Es verläuft dann an ihnen ein leises Zittern, doch ist kein Lichtraum sichtbar. Die basale Biegung krümmt sich abwechselnd stärker und schwächer (kontrahiert und dilatiert sich [Abb. 50]).

24) Ein nur selten, aber mit großer Konstanz in einem Aufguss aus der Erdprobe des botanischen Gartens auftretender Flagellat, der vier gleiche Geißeln am Vorderende seines oval-zylindrischen Körpers trug — mit *Tetramitus* nicht zu vergleichen — zeigte ebenso ein Einflechten der Geißeln mit Rückwärtsschwimmen und Ausflechten mit Vorwärtsschwimmen verbunden.

Die Dilatation erfolgt ruckweise und gibt einen Stoß gegen das Wasser, der den Körper nach hinten treibt (Abb. 51 *a*). Die Bewegung der Geißeln ist nicht besonders rasch, mit dem Auge gut verfolgbar. Der Stoß erfolgt an beiden Geißeln abwechselnd; wenn die Geißeln verflochten sind, tritt auch Rotation ein (Abb. 51 *b*). Die Gameten können bei andauernder Reizung minutenlang rückwärts schwimmen, die Bewegung wird aber häufig dadurch sistiert, dass die Geißel sich heftig nach hinten krümmt (Abb. 52 *b*), um sich wieder nach vorn zu strecken (*c*), wobei die beiden Geißeln übereinander schlagen können (Abb. 52 *a*). Solch ein momentanes Sistieren der Bewegung kann auch mitten im Normalschwimmen eintreten.

Bei *Chlamydomonas*-Schwärmern habe ich häufig versucht, die große Geschwindigkeit zu vermindern. Um die Bewegung zu verlangsamen, wurde 1% neutralisierte[25]) Gelatine gebraucht. Die Rotation bleibt dann in vollem Maße erhalten, die Vorwärtsbewegung wird stark herabgesetzt. Man sieht wieder einen Lichtraum, zugleich aber auch die Geißel, die hier nur eine Art von Pendelbewegung ausführt und in ihren extremen Lagen die Seitenkonturen des Lichtraumes bildet. Man kann hier also nicht von einem „Lichtraum", sondern höchstens von einer „Lichtfläche" sprechen. Die beiden Lichtflächen sind (Abb. 53 *a*, *b*) dem Körper fest angedrückt, sie befinden sich in einer Rückwärtsstellung. Sie sind dazu noch so eingekrümmt, dass, von der Seite gesehen, eine der Flächen unter den Körper gekrümmt ist, wenn die andere sich über den Körper erhebt. Sie sind also im gleichen Sinne eingebogen und bedingen so, da der wirksame Schlag an beiden Lichtflächen auch in demselben Sinne erfolgt, Rotation des Körpers. Das kann man besonders gut sehen, wenn die Schnelligkeit abnimmt. Die Individuen bewegen sich also, wie wir sehen, ganz anders als beim normalen Schwimmen und man kann nicht ohne weiteres auf ihre wahre normale Schwimmbewegung aus diesen Beobachtungen schließen. Das und die vielen sicher auch pathologischen Reizbewegungen, die unter solchen Bedingungen auftreten, haben mich davon abgehalten, die an und für sich angenehme und von Reichert (1909) in extenso angewandte Methode der mechanischen Verlangsamung der Bewegung zu meiden. Durch wiederholte, häufige und sorgfältige Beobachtung, wobei man die schnell schwindenden Lichteindrücke, einer photographischen Platte gleich, im Auge fixiert, kann man sie ersetzen.

25) Das Neutralisieren musste immer frisch und nicht vollkommen geschehen, da sich sonst eine Trübung bildete, die jede ultramikroskopische Beobachtung unmöglich macht. Aus dem Grunde erwiesen sich viele andere ausprobierte Schleime als unbrauchbar.

Über die vielen, an sich interessanten pathologischen Erscheinungen bei der Verlangsamung der Geißeltätigkeit durch Schädigungen wollen wir nicht sprechen.

Die vegetativen Individuen weisen viel größere und mächtigere Geißeln auf als die Gameten; auch sind hier die Geißeln sehr leicht zu sehen und sie werden von den Autoren allgemein geschildert. Beim Übergang in ein Palmellastadium verlieren die Individuen sehr langsam ihre Geißelbeweglichkeit, andere kleben sich mit ihren Geißeln an die Unterlage und, während sie nur die Geißelspitze frei lassen, schaukeln sie mit dem Körper hin und her. Dieses Schaukeln ist durch abwechselnde Kontraktionen der Basalbiegung bedingt. Das kann alles im Hellfeld gesehen werden. Außerdem sah ich einige mit den der Unterlage angeklebten Geißeln gleiten.

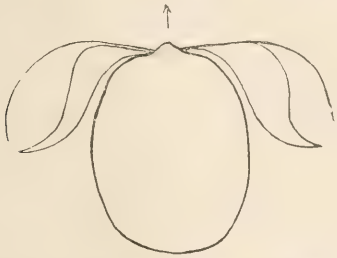


Abb. 54. *Chlamydomonas Braunii.* Vegetatives Individuum freischwimmend.

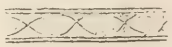


Abb. 55. *Gonium pectorale.* Ein Stück einer momentan ruhenden Geißel, Struktur der Geißel zeigend. Die Schraubenlinien verlaufen unter Aufleuchten ununterbrochen der Spitze zu (schematisch).

Im Dunkelfeld bieten die vegetativen Individuen wenig Neues Die Rotation ist relativ sehr rasch, wohl der labilen kugeligen Gestalt wegen, und wird dadurch bedingt, dass die Enden der Seitenkonturen stark sichelförmig eingekrümmt sind (Abb. 54). Im Lichtraum sieht man noch eine Lichtlinie; dies ist wahrscheinlich eine bleibende Spur der Geißel, die mit einer fortschreitenden Kontraktion der hinteren Seitenkontur zu schlägt.

Außer *Chlamydomonas* habe ich *Polytoma* und *Chlorogonium* untersucht, die dasselbe Verhalten wie *Chlamydomonas* aufwiesen und deswegen nicht weiter geschildert werden sollen.

Familie *Volvocaceae.*

Von diesen Organismen wurden Kolonien von *Gonium*, *Pandorina*, *Eudorina* und *Volvox* untersucht, mit Erfolg nur diejenigen von *Pandorina*. *Volvox* leuchtete auch in ganz jungen Kolonien zu stark, *Gonium* verlor in der hohen Lichtintensität bald seine Beweglichkeit. *Pandorina*, die in einem der faulenden Aufgüsse in natürlicher „Reinkultur" als Wasserblüte auftrat, konnte in jungen, vegetativen Kolonien gut untersucht werden. Diese sind wenig empfindlich und nicht allzu stark leuchtend.

Die Geißeln sind sehr lang, fast von der Länge der ganzen Kolonie, schwach bandförmig und elastisch, aber einer ösenförmigen Einbiegung nicht fähig. Sie sind, auch wenn sie ruhen, in ständigem Zittern begriffen, das in der Geißel ununterbrochen der Spitze zu verläuft. Dabei entstehen Bilder, die an die (Abb. 55) von Künstler geschilderten erinnern. Er hat sie allerdings an fixierten Geißeln gesehen. Ähnliche „Strukturen" konnte ich an *Gonium*-Geißeln wahrnehmen. Innerhalb einer ruhenden Mantelschicht scheinen sich da zwei (oder viele?) Schrauben ununterbrochen zu verschieben, einzelne Abschnitte von Ellipsoidgestalt zwischen sich hinterlassend. Etwas Näheres war nicht zu ermitteln.

Die *Pandorina*-Kolonie zeigt nicht eine kugelige (wie sie gewöhnlich abgebildet wird), sondern ovale Gestalt, was schon Pringsheim (1869) abgebildet hat. Er hat die Geißeln nur an den längeren Seiten des Ellipsoids gezeichnet, nicht an den kürzeren. Wir werden sehen, dass diese Beobachtung nicht ein Zufall, sondern von der Art der Bewegung abhängig ist.

Im Dunkelfeld zeigt jede Geißel eine scharfe Biegung an der Stelle, wo sie aus der Gallerthülle austritt. Beide Geißeln treten durch dieselbe Pore nach außen, erst da trennen sie sich, zeigen aber in der Ruhe stets eine Biegung nach derselben Seite. Sie können sich so aneinanderlegen, dass sie sich fast ganz decken (Abb. 56). Diese Erscheinung hat Merton (1908) für *Pleodorina* beschrieben. Aber nicht nur das Geißelpaar der einzelnen Zelle zeigt die gleiche Biegung, sondern alle oder die meisten Geißeln der ganzen Kolonie, wie die Abb. 57, im Moment des Stillhaltens skizziert, zeigt. Und was noch merkwürdiger, die Geißeln der hinteren und vorderen Zellen sind so zu beiden Seiten gebogen, dass die schmalen Seiten geißelfrei bleiben. Eine einzelne Geißel verschwindet beim Vorwärtsschwimmen in einem Lichtraum, aber nicht immer vollständig. Die Seitenkonturen des Lichtraumes entsprechen der Geißel selbst (Abb. 58). Eine dieser Konturen ist kürzer und gebogener, stärker leuchtend. Das ist die Stelle der Kontraktion und des Schlages. Sie liegt bei allen Geißeln nach hinten während des Schwimmens. Alle Geißeln rudern also im gleichen Sinne. Jede einzelne Geißel umschwingt einen Raum, sie durchschwingt ihn auch zum Teil bei Kontraktion in sukzessivem Rollen, wie die manchmal auftretende Lichtlinie (Abb. 59) zeigt. Man kann die Tätigkeit dieser Geißel völlig mit jener von *Spirillum undula* vergleichen. Ein gegen das Deckglas rotierendes Individuum zeigt, dass alle Geißeln (Abb. 60) in demselben Sinne gekrümmt sind. Einen Lichtraum kann man hier nicht wahrnehmen, die Geißel schwingt trotzdem nicht in einer Ebene, sondern in einem Raum von elliptischem Querschnitt. Durch die Biegung in demselben Sinne erklärt sich die Körperrotation, die entgegengesetzt der Biegung verläuft.

Es arbeiten also alle Geißeln harmonisch. Die Tätigkeit der einzelnen Geißel ist dementsprechend sehr konstant, ohne die Abwechslungen, wie man sie z. B. bei *Monas* beobachtet.

Abb. 56.

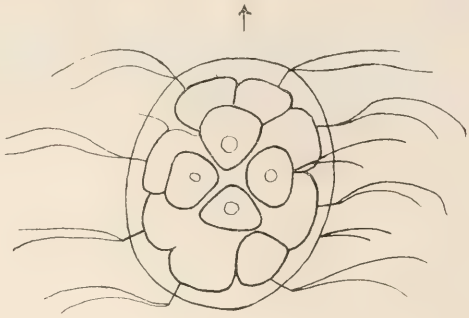


Abb. 57.

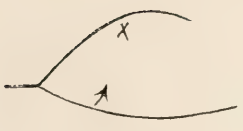


Abb. 58.

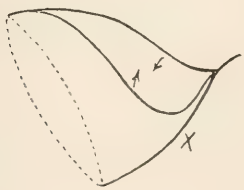


Abb. 59.

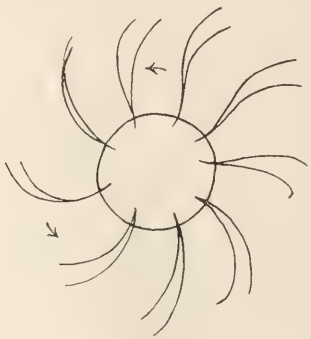


Abb. 60.

Abb. 56—60. *Pandorina morum* (junge Kolonie).

Abb. 56. Das Geißelpaar eines Individuums. Bei *a* ragen die im gleichen Sinne gebogenen Geißeln aus der Gallerte heraus.
Abb. 57. Kolonie im Moment des Ruhens. Alle Geißeln gleich gebogen. Fortbewegung würde erfolgen in der Richtung des Pfeiles.
Abb. 58. Lichtraum einer schlagenden Geißel. Bei *x* erfolgt der Schlag mit Kontraktion.
Abb. 59. Dasselbe; im Lichtraum auch Lichtlinie sichtbar.
Abb. 60. Eine gegen das Deckglas schwimmende Kolonie, von oben gesehen. Alle Geißeln im gleichen Sinne gebogen.

Schwärmer von grünen Algen.

Die meisten Chlorophyceen-Schwärmer und Gameten gleichen im Prinzip den Chlamydomonaden. Dies wurde konstatiert an Schwärmern von *Tetraspora*, *Ulothrix*, *Draparnaldia*, *Coleochaete*, *Ulva* u. a. Leider sind die Schwärmer gewöhnlich sehr empfindlich und gehen im Dunkelfeld bald zugrunde. Nur in den ersten Momenten zeigen sie die normale Schwimmbewegung. Dann tritt Schreckreaktion ein.

Die *Ulva*-Schwärmer[25]) sind zweigeißelig und zeigen einen Lichtraum von *Chlamydomonas*-Typus. Die Geißel ist (Abb. 61 *a*, *b*) dadurch interessant, dass sie ein Endstück von $^1/_3$ der Körperlänge trägt. Sie ist sonst noch starrer als diejenige der *Chlamydomonas*-Gameten.

Ein weiter nicht bestimmter viergeißeliger Schwärmer von einer *Ulothrix*-Spezies war dadurch interessant, dass die vier Lichträume in normalem Schwimmen in Seitenstellung um 90° voneinander

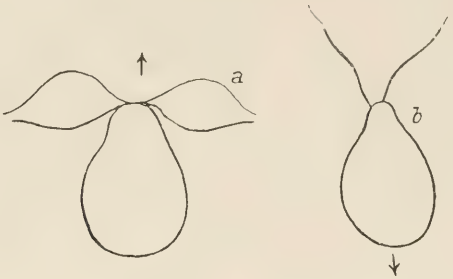


Abb. 61. *Ulva* spec. *a*) Ein schwimmender Schwärmer. *b*) Ein Schwärmer im Schreckmoment.

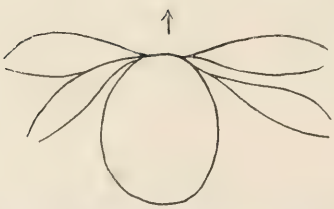


Abb. 62. *Ulothrix* spec. 4geißel. Schwärmer breit kreisend, alle Lichträume in einer Ebene.

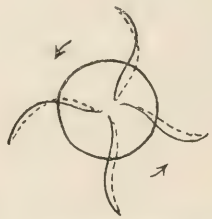


Abb. 63. Derselbe, gegen das Deckglas rotierend.

abstanden, beim breiten Kreisen (Abb. 62) dagegen alle in eine Ebene zu liegen kamen. Dieser Schwärmer machte ähnlich wie *Tetraspora*-Schwärmer (Naegeli, 1860) oder junge *Pandorina*-Kolonien den Versuch, sich in das Deckglas „einzubohren". Er war eben negativ phototaktisch. Man konnte hier häufig und leicht die Lichträume (Abb. 63) in der Aufsicht betrachten. Sie sind da (siehe bei *Pandorina*) fast strichförmig und in gleichem Sinne sichelförmig gebogen. Daher die lebhafte Rotation, die in einer der Biegung entgegengesetzten Richtung verläuft. Diese Beobachtung bietet eine Ergänzung zu der an *Chlamydomonas* gemachten. *Chlamydomonas* wird durch ihre Kontaktreizbarkeit an derartigem „Bohren" gegen

25) Ob es sich um Gameten handelte, konnte ich nicht entscheiden, da sie zu rasch zugrunde gingen. Thuret (1878) sah sie ja ohne Kopulation keimen.

das Deckglas verhindert oder sie klebt sich mit ihren Geißeln gleich an das Glas und man kann sie äußerst selten in Aufsicht frei schwimmend beobachten.

Coleochaete *Nitellarum*-Schwärmer kennzeichnen sich durch außerordentlich lange Geißeln. Bei normalem Schwimmen bilden wieder beide Geißeln Lichträume in Seitenstellung (Abb. 64), die aber mehrmals durchgebogen sind, was vielleicht der Torsion der bandförmigen Geißeln entsprechen dürfte. Als Schreckreaktion tritt

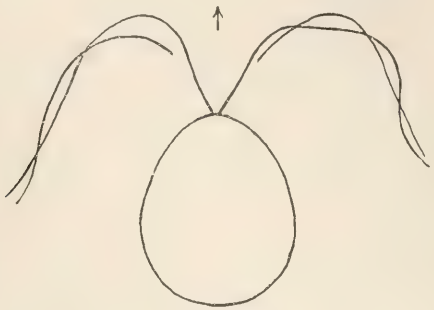


Abb. 64.

Abb. 65.

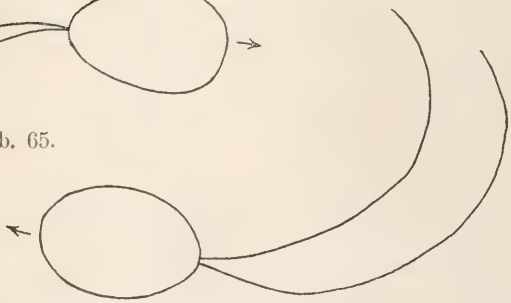


Abb. 66.

Abb. 64—66. *Coleochaete Nitellarum.* Schwärmer.

Abb. 64. Vorwärtsschwimmen. Die sehr langen Geißeln in geteilten Lichträumen aufgelöst.
Abb. 65. Rückwärtsschwimmen mit Rotation.
Abb. 66. Rückwärtskreisen ohne Rotation, Geißeln mehr seitlich gebogen.

ein anhaltendes Rückwärtsschwimmen ein, wobei die Geißeln einen (Abb. 65) sehr schmalen Lichtraum bilden, indem sie in sehr kurzen Flächenwellen verlaufen. Ein Drehen tritt ein, wenn sich beide Lichträume entsprechend biegen.

Es konnten leider, wie schon hervorgehoben, die interessanten *Oedogonium*-Schwärmer wegen des Leuchtens nicht näher untersucht werden. Was ich von ihnen sah, erinnerte völlig an *Chlamydomonas*.

(Schluss folgt.)

Über den Geruchssinn bei Wassertieren.

Von J. Doflein.

In meiner Abhandlung über Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen (Festschrift zum 60. Geburtstag Richard Hertwig's, Bd. 3, auch separat bei Fischer, Jena) habe ich auch Versuche zur Analyse der Chemorezeption veröffentlicht. Ich habe damals angegeben, dass die gegenwärtig verbreitete Ansicht, dass bei Wassertieren nur eine Form der Chemorezeption vorkommt, welche man mit dem Geschmackssinn der Lufttiere vergleicht, mir nicht einwandfrei erscheint. Da bei vielen Wassertieren außer den Geschmacksorganen auch spezifische Organe an derselben Stelle vorkommen, an welcher die Geruchsorgane der ihnen verwandten Lufttiere sich befinden, so liegt es nahe, anzunehmen, dass die beiden Gruppen von Organen auch eine verschiedene Funktion haben. Generell müssen sie einander ja nahe stehen, indem beide Organtypen der Chemorezeption dienen; aber während das eine Organ dazu bestimmt ist, die in den Verdauungstraktus gelangenden Körper zu prüfen, hat das andere Organ die Aufgabe, die chemische Beschaffenheit der Umgebung des Tieres zu untersuchen. Die Arbeitsteilung zwischen den beiden chemiorezeptorischen Organtypen, welche ja bei den Luftbewohnern unzweifelhaft vorhanden ist, dürfen wir auch bei den Wassertieren annehmen, ohne dass auf Grund von Gesetzen der Physik oder Physiologie unüberwindliche theoretische Schwierigkeiten sich erhöben.

Speziell bei den dekapoden Krebsen schienen mir meine Versuche durchaus für eine solche Verschiedenheit zwischen einem Geschmacks- und einem Geruchsorgan zu sprechen. Nun hat mich inzwischen Dr. L. A. Borradaile auf Untersuchungen aufmerksam gemacht, welche er auf der Insel Minikoi gemacht hat und in dem Werk von Gardiner „The Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes, vol. 1, Part 1 auf S. 70 und 92 veröffentlicht hat. An den Tropenküsten sind bekanntlich Dekapoden häufig, welche zum teilweisen oder vollkommenen Landleben übergegangen sind. Zu den besonders interessanten Strandbewohnern, welche sich oft ziemlich weit vom Meeresufer entfernen, gehören Einsiedlerkrebse aus der Gattung *Coenobita*. Borradaile hat seine Beobachtungen speziell an den Arten *Coenobita rugosus*, *Coenobita perlatus* und *clypeatus* gemacht. Diese Arten leben in Minikoi zum großen Teil von Pflanzennahrung, vor allen Dingen von Pandanusfrüchten. Wie viele andere Dekapoden sind sie aber omnivor, vor allen Dingen gehen sie gern Aas von allen möglichen Tieren an und ich selbst habe sie oft in Massen durch tote Tiere angelockt, welche ich in der Nähe des Meeresufers auf die Felsen gelegt hatte.

Borradaile hat nun beobachtet, dass sie sehr leicht durch die Pandanusfrüchte, welche einen auffallenden Geruch besitzen oder durch geröstete Kokosnuss angelockt werden können. Zu solchen Substanzen finden sie ihren Weg auch im Dunkeln und schon das weist darauf hin, dass der Geruchssinn und nicht die Augen sie beim Auffinden der Nahrung leitet. Darauf weist noch weiterhin, nach Borradaile, die Art und Weise hin, wie sich diese Tiere ihrer inneren Antennen bedienen. Genau wie die wasserbewohnenden Formen, und wie ich es speziell in meiner oben zitierten Arbeit für die Leander-Arten geschildert habe, führen sie bei ihren Wanderungen mit den inneren Antennen Bewegungen aus, durch welche sie offenbar in den Stand gesetzt werden, die chemische Beschaffenheit ihrer Umgebung zu prüfen. Sie halten die Antennen hoch in die Höhe über den Kopf und führen wogende Bewegungen mit ihren relativ langen Geißeln aus; dieselben werden auch in charakteristischer Weise über die Nahrung gehalten, während das Tier frisst.

Diese inneren Antennen, welche also bei den wasserbewohnenden Dekapoden, wie aus meinen Versuchen hervorgeht, die wesentlichste Rolle für die Untersuchung der chemischen Beschaffenheit der Umgebung des Tieres spielen, haben beim Übergang des Tieres zum Landleben genau dieselbe Aufgabe zu erfüllen. Wir können wohl daraus schließen, dass die Funktion im Wasser wie in der Luft ungefähr dieselbe ist; allerdings kann das Organ seine Funktion bei gleichem Bau nicht in beiden Medien mit gleicher Vollkommenheit ausführen. Die zarten Antennenhaare der wasserbewohnenden Dekapoden stellen ein spezifisches Organ eines Wassertieres dar, ein solches würde an der Luft sehr bald eintrocknen und funktionsunfähig werden; so sehen wir denn auch bei den luftbewohnenden Paguriden (speziell bei *Coenobita*) das Geruchsorgan in charakteristischer Weise abgeändert. Es ist derber gebaut, hat eine andere Form der Behaarung und ähnelt in seinem äußeren Aussehen mehr den Geruchsorganen entfernt verwandter Arthropoden, wie z. B. der Insekten, als denjenigen der nahe verwandten wasserbewohnenden Dekapoden.

Wenn auch die von mir hier gezogene Schlussfolgerung recht viel Wahrscheinlichkeit für sich hat, so wäre es doch sehr erwünscht, wenn einmal an einigen solchen luftbewohnenden Dekapoden analoge Versuche ausgeführt würden, wie ich sie an den wasserbewohnenden Formen durchgeführt habe.

Woltereck, R.: Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden.

Intern. Revue d. g. Hydrobiologie, Bd. IV, Heft 1/2, S. 91.

Die vorliegende Arbeit, die aus den Untersuchungen Woltereck's über Artveränderung bei Daphniden herauskristallisierte, trägt wesentlich zur Klärung des Problems der Geschlechtsbestimmung bei und reiht sich den bahnbrechenden Arbeiten von Wilson und Correns an, welche die Behandlung der Frage nach den Ursachen der Geschlechtsbestimmung aus dem Gebiet nebuloser Spekulationen in experimentelles Fahrwasser gebracht haben.

Dass gerade Daphniden als Studienobjekt dienten, bot den Vorteil, dass hier — bei parthenogenetischer Fortpflanzung — die Geschlechtsbestimmung nur in dem zur Untersuchung vorliegenden Individuum erfolgen kann und zwar nur im Ovarium desselben, da die im Brutraum befindlichen Entwickelungsstadien bereits unwiderruflich ♂ oder ♀ sind. Allerdings ist mit dem Daphnidenmaterial auch ein sonst fehlender Nachteil verknüpft, nämlich das Vorhandensein von drei Eiqualitäten: ♀ Subitaneiern, ♂ Subitaneiern und Dauereiern. Die Verkoppelung der beiden letzten Qualitäten, sowie auch die zytologische Sonderstellung der Dauereier lassen jedoch die Untersuchung auch dann einwandfrei erscheinen, wenn die Dauereier ganz vernachlässigt werden. Es spitzt sich demnach die ganze Arbeit auf die Frage zu: Welche Ursachen entscheiden, ob die Subitaneier im Ovarium männlich oder weiblich determiniert werden?

Die hierüber an anderen Organismen angestellten Untersuchungen lassen mit vier Möglichkeiten rechnen:

1. Ein Teil der Forscher glaubt äußere Ursachen für die Geschlechstbestimmung verantwortlich machen zu müssen, z. B. Temperatur, Hunger, chemische Einflüsse.

2. Andere legen das Hauptgewicht auf innere Ursachen.

3. McClung und Wilson suchen konstante Beziehungen zwischen dem Geschlecht und dem Vorhandensein eines besonderen Chromosoms in den Keimzellen herzustellen[1]).

4. Die Anhänger R. Hertwig's sehen in Veränderungen der Kernplasmarelation die eigentliche Ursache der Geschlechtsbestimmung.

Selbst am selben Objekt (z. B. *Hydatina senta*) kamen verschiedene Beobachter zu ganz verschiedenen Resultaten. Trotz aller Widersprüche scheint daraus jedoch folgendes sicher hervorzugehen: 1. Verschiedene lokale Biotypen verhalten sich in sexueller Beziehung recht verschieden. 2. Der Geschlechtsbestimmung liegen innere, veränderliche Faktoren zugrunde. 3. Chemische Verhältnisse können zu Zeiten nichtsdestoweniger einen Einfluss ausüben. 4. Die Einflüsse können sich nicht nur auf das Geschlecht des beeinflussten Eies, sondern auch auf die folgende Generation erstrecken. —

1) Gegen welche Annahme ein Befund Winkler's an *Thalictrum Fendleri* spricht.

Die gleichen Sätze konnten aus dem an Daphnien gewonnenen Tatsachenmaterial abgeleitet werden, worüber nachstehendes Referat Aufschluss gibt:

Woltereck legte sich zunächst die Frage vor, ob äußere Einwirkungen einen maßgebenden Einfluss auf die Geschlechtsbestimmung bei Daphniden haben können. Schon in früheren Arbeiten zeigten Woltereck und sein Schüler v. Scharfenberg, dass speziell Temperatur- und Nahrungsverhältnisse einen allerdings zeitlich beschränkten Einfluss auf die Sexualität zu nehmen vermögen. Außerhalb der labilen Perioden erfolgt die Geschlechtsbestimmung aber nicht nur unabhängig vom Milieu, sondern vielfach geradezu gegen den Einfluss der äußeren Faktoren. Es ist demnach äußerst wahrscheinlich, dass auch die Wirkung während der labilen Periode keine direkte ist, sondern in einer Umsteuerung des inneren Ursachengetriebes besteht, das während der stabilen Perioden als zwangsläufig anzusehen ist. Auch die Tatsache des doppelsinnigen Temperatureinflusses spricht gegen die Annahme einer direkten Determination des Geschlechtes.

Der völlig undeutliche Einfluss chemischer Substanzen ist unbedingt indirekt und dürfte in einem Eingreifen in die Assimilationsvorgänge bestehen. Eine Reihe sehr interessanter Optimum- und Minimumkulturen (hinsichtlich der Temperatur und Ernährung) sowie Kulturen operierter und mit Mikrosporidien infizierter Daphnien zeigte, dass während der labilen Perioden des Ovariums der Einfluss äußerer Einwirkungen ein sehr tiefgreifender sein kann, indem sogar eine Präinduktion des Geschlechtes der künftigen Nachkommenschaft aus den Eiern der Versuchstiere stattfinden kann.

Weiters wendet sich Woltereck der Frage zu, ob die Geschlechtsbestimmung der Daphnien durch verschiedene zytologische Ausstattung der Eier erklärt werden kann. Es handelt sich hier einmal um die Heterochromosomenfrage. Sichtbare Chromosomendifferenzen liegen bei den studierten Daphnien keine vor. Aber auch wenn unsichtbare substantielle Differenzen vorhanden sein sollten, was andere Untersuchungen unseres Autors sehr wahrscheinlich machen, so ist damit — wie Woltereck in Übereinstimmung mit Haecker sehr richtig betont — für die aufgeworfene Frage nach den Geschlechtsursachen nichts gewonnen. Denn alle Heterochromosomen können wohl als frühe Geschlechtsmerkmale, aber niemals als Geschlechtsursachen betrachtet werden. Unter zytologischer Ausstattung kann man aber auch Quantität und Qualität der im Ei enthaltenen Nährsubstanzen verstehen, die nach Boveri für die Geschlechtsbestimmung maßgebend sein sollen. Auch diese Verhältnisse sind für das Geschlecht irrelevant; hierfür liegt Wolterek ein besonders umfangreiches Beobachtungsmaterial zugrunde.

Eine eingehende Behandlung erfährt ferner R. Hertwig's Lehre vom Einfluss der Kernplasmarelation auf die Geschlechtsverhältnisse, weil der typische Verlauf der Daphnidenfortpflanzung ganz im Sinne Hertwig's verläuft, während die Experimente gegen die Annahme

der Lehre Hertwig's sprechen, oder wenigstens ebenfalls die verschiedenen $\frac{k}{p}$-Relationen nur als Geschlechtsmerkmale, nicht aber als Ursachen ansehen lassen.

So ist das frühzeitige Eintreten der Sexualperiode bei *Polyphemus* und *Simocephalus* eine kaum mit der Hertwig'schen Auffassung in Einklang zu bringende Erscheinung. Ebenso stehen die Fälle jahrelang andauernder Parthenogenese und völliger Azyklie in Widerspruch mit den Forderungen der $\frac{k}{p}$-Relation. Da in jüngster Zeit von Langhans Zweifel darüber geäußert wurden, ob in unseren Seen wirklich azyklische Kolonien von *Bosmina* z. B. vorkommen, ist es wichtig zu betonen, dass den Schlussfolgerungen Woltereck's auch azyklische Kulturen zugrunde lagen. Merkwürdige Erscheinungen zeigten die p. E.-Kulturen, d. h. solche, die im Gegensatz zu dem als e. E.-Kulturen bezeichneten aus befruchteten Dauereiern gewonnenen Versuchstieren, aus isolierten ♀♀ nach vorhergegangener Ephippienbildung erhalten wurden. In solchen p. E.-Kulturen zeigte sich eine wiederholte Überwindung von Bisexualitäts- und Depressionsperioden, was zur Annahme zwinge, dass eine Herstellung des status quo ante hinsichtlich der $\frac{k}{p}$-Relation auch ohne Amphigonie möglich wäre. Auch die schon oben erwähnte Unabhängigkeit des Geschlechts von der Eigröße spricht gegen Hertwig's Anschauungen. Eine ganz besondere Schwierigkeit erwächst denselben aus einem speziellen Fall der Präinduktion des Geschlechtes bei weiblichen Eiern. Diese Verhältnisse lassen sich am besten darstellen, wenn wir in Anlehnung an die Terminologie von Driesch von einer prospektiven Valenz der Eizellen sprechen, womit gesagt sein soll, dass in einem Ei neben dem eigenen Geschlecht bereits das Geschlecht der folgenden Generation potentiell vorhanden ist. Von den verschiedenen Fällen der prospektiven sexuellen Valenz ist für die vorliegende Beweisführung der Fall wichtig, in dem weiblich determinierte Eier zunächst ♂, später weibliche Würfe liefern[2]). Hierüber sagt Woltereck: „Ganz unmöglich scheint mir die Aufgabe, eine $\frac{k}{p}$-Relation auszudenken, welche noch weiblich determiniert ist, dabei aber erstens die Tendenz zur Verschlechterung (i. e. Produktion der ♂) und zweitens zur nachfolgenden Wiederherstellung der weiblichen Relation in sich tragen müsste.

Mag auch die sekundäre Rolle der $\frac{k}{p}$-Relation für die Geschlechtsbestimmung noch so wichtig sein, so kann ihr doch niemals der Charakter einer geschlechtsbestimmenden Ursache zukommen.

2) Vom Autor mit „♀ (-♂♂ . . ♀♀) Eier" bezeichnet.

Die bisher gewonnenen negativen Ergebnisse veranlassen Woltereck anzunehmen, dass die Geschlechtsbestimmung durch alternative geschlechtsbestimmende Faktoren (Woltereck zieht es vor, von Substanzen zu reden) bedingt sei. Die Übereinstimmung der Sexualdifferenzen mit somatischen Merkmalen lässt es naheliegend erscheinen, dass konkurrierende Anlagen vorliegen, was ja auch mit den klassischen *Bryonia*-Experimenten von Correns in bestem Einklang steht. Die verschiedenen Eitypen sind nach Woltereck mit verschiedenen, antagonistischen Geschlechtssubstanzen ausgerüstet und zwar muss angenommen werden, dass eine Eizelle ♂ und ♀ Substanz erhält.

Solange die Keimzellen des Ovariums nicht determiniert sind, sind beide Substanzen in denselben als latent zu denken. Die Geschlechtsbestimmung besteht in der Aktivierung der einen der konkurrierenden Substanzen bezw. der „Hemmung" der anderen, latentbleibenden Substanz. Die Verhältnisse liegen also etwa so wie bei dem Zutagetreten des dominierenden Merkmales bei den Bastarden. Während aber dort die Dominanz eines Merkmals sich als meistens konstant erweist, kann hier in einem Fall das Merkmal „männlich", im anderen das Merkmal „weiblich" dominieren. Wie diese Aktivierung der dominierenden Substanz sich vorstellen lässt, bezw. das Latentbleiben der rezessiven Substanz durch Hemmung, zeigt Woltereck durch eine auf der Fermentlehre aufgebauten Arbeitshypothese, bezüglich derer auf das Original verwiesen werden muss.

Die Geschlechtsbestimmung kann nicht nur — wie in den bisher behandelten Fällen zur Zeit der Fertigstellung der Eier im Ovarium stattfinden, sondern noch in einer zweiten labilen Periode, die viel früher anzusetzen ist, in einem Zeitpunkt, in dem das zu determinierende Ei noch gar nicht differenziert ist (im Keimlager des Ovariums), oder in der das Ei nur potentiell im reifenden mütterlichen Ei enthalten ist; endlich gehört auch die Beeinflussung der Dauerstadien (durch Wärme oder durch Verzögerung des Ausschlüpfens) hierher. In diesem Falle wird nicht das Geschlecht des im Dauerei sich entwickelnden Tieres (stets ♀!), sondern das seiner ersten Würfe in sehr auffälliger Weise beeinflusst.

Die Vorgänge, die sich in allen diesen drei Fällen abspielen, können nicht mit denen übereinstimmen, die sich bei Geschlechtsbestimmung in der zweiten labilen Periode abspielen, da ja von einer Aktivierung hier noch nicht die Rede sein kann. Woltereck fasst sie als „Reifungshemmungen" der Gensubstanzen zusammen im Gegensatz zur Aktivierungshemmung, welche das fertige Ovarialei betrifft.

Die Beobachtung, dass bei derselben Eizelle einmal die Eigenschaft „männlich" dominieren kann, unter anderen Umständen die Eigenschaft „weiblich" führt dazu, von Valenzänderungen dieser Eigenschaften zu sprechen; diese Änderungen müssen nach den von Woltereck ausgeführten Experimenten aus inneren Ursachen in rhythmischer Weise erfolgen. Nimmt die Valenz der einen Geschlechtseigenschaft ab und die der antagonistischen Eigenschaft

entsprechend zu, so muss ein Zeitpunkt kommen, in dem sich beide die Wage halten. Während dieser inneren „Äquivalenz" der Eigenschaften kann das Milieu einen entscheidenden Einfluss auf die Geschlechtsbestimmung ausüben. Ist aber die eine Valenz stark gehemmt, so dass die antagonistische dominiert, so ist dem Milieu der geschlechtsbestimmende Einfluss benommen.

Die Periodizität der Valenz kommt sehr deutlich zum Ausdruck, wenn man die Geschlechtsverhältnisse der aufeinanderfolgenden Generationen einer Daphnidenkultur sowie die der aufeinanderfolgenden Würfe vergleicht. In beiden Fällen zeigen sich gleichsinnige Valenzänderungen, obwohl nur ein einziger den Einzelfällen gemeinsamer Faktor aufgefunden werden kann, nämlich die Zeit. Der Valenzrhythmus erfolgt in einem von der Generationszahl unabhängigen Tempo. Verfolgt man das Schicksal der Nachkommenschaft der aufeinanderfolgenden Würfe einer Daphnie, so kommt die Unabhängigkeit von der Generationszahl deutlich zum Vorschein; wir sehen da z. B. die Dominanz männlicher Eigenschaften bei den späteren Würfen früher Generationen und gleichzeitig in den frühen Würfen später Generationen auftreten. Und obgleich das Tempo der periodischen Veränderungen durch Temperatureinflüsse in oft recht auffälliger Weise beeinflusst werden kann, geben die vorliegenden Untersuchungen mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit der Weismann'schen Zyklenlehre recht. Die Zyklen der Daphnien vergleicht Woltereck treffend mit anderen an bestimmte Zeitabläufe gebundenen Prozessen, z. B. Brunstperioden oder — genauer auf den vorliegenden Fall passend — mit der alljährlich wiederkehrenden Geschlechtsreifung protogyner oder protandrischer Zwitter. **Dr. V. Brehm, Eger.**

Meine Antwort auf Pater Wasmann's Erklärung.

Von W. Branca-Berlin.

Einem Buche von mir: „Der Stand unserer Kenntnisse vom fossilen Menschen"[1]) hatte ich zum Schlusse eine Richtigstellung beigefügt, in der ich mich verwahrte gegen missverständliche Wiedergabe der Ergebnisse, zu denen ich in einem 10 Jahre früher gehaltenen öffentlichen Vortrage über den fossilen Menschen gelangt war[2]).

Darauf hat Pater E. Wasmann S. J. in einer Schrift: „Prof. Branca über den fossilen Menschen. Eine Richtigstellung"[3]), jene meine Richtigstellung einer Besprechung unterzogen und die Aufforderung an mich gerichtet, über gewisse Punkte mein Urteil zu ändern und „der Wahrheit die Ehre zu geben".

1) Leipzig 1910, bei Veit u. Co.

2) W. Branca, Der fossile Mensch. Abh. V. intern. Zool.-Kongress, Berlin 1902.

3) Stimmen aus „Maria-Laach", Jahrg. 1911, Heft 2 u. 3, Freiburg i. B., Herder'scher Verlag.

Ich hatte indessen trotzdem geglaubt, mich nicht abermals über diese Dinge äußern zu sollen. Teils weil ich annehmen zu dürfen glaubte, dass eine in den „Stimmen aus Maria-Laach" erschienene Schrift gar nicht die Absicht habe, sich an naturwissenschaftliche Kreise zu wenden. Teils weil ich eine wirkliche Verständigung zwischen Pater Wasmann und mir darum für aussichtslos hielt und halte, weil, rein bildlich gesprochen, jeder von uns beiden auf dem fraglichen Gebiete eine Sprache spricht, die für den anderen unverständlich ist; und weil außerdem jeder von uns beiden seine Ansicht auch schon einmal öffentlich ausgesprochen hatte.

Nun hat aber Pater Wasmann neuerdings auch in einer rein naturwissenschaftlichen und hochangesehenen Zeitschrift[4]) auf diese seine Schrift mit ähnlichem Ansinnen an mich wie oben verwiesen; und darum will es mir doch jetzt richtiger erscheinen, wenn ich nunmehr antworte. Ich freue mich, dass ich das, dank der gütigen Objektivität der Redaktion, hier tun darf.

Es ist wohl kaum nötig zu sagen, dass meiner Antwort selbstverständlich auch nicht die leiseste Spur von Persönlichem und von der Absicht, anders Denkende verletzen zu wollen, innewohnt, wie das ja zweifellos ebenso von P. Wasmann mir gegenüber gilt. Ich spreche rein sachlich; aber ich muss nun doch alles aussprechen, was zur Darlegung nötig erscheint.

I. Zwei verschiedene Standpunkte.

Ich gab vorher schon an, dass in gewissen Dingen von vornherein eine Verständigung zwischen uns beiden unmöglich erscheint. Es ist daher notwendig, zunächst die beiden Standpunkte objektiv zu beleuchten, auf denen P. Wasmann wie ich in naturwissenschaftlicher Beziehung stehen; und ich entnehme dabei das Material für Bewertung seines Standpunktes seinen eigenen Schriften. Dieser Gegensatz der beiden Standpunkte zunächst einmal in ganz kurze Worte zusammengefasst, ist folgender:

Ich bin in meiner Wissenschaft Naturforscher allein; gar nichts anderes. P. Wasmann aber ist, wie er es nennt, „Katholischer Gelehrter". Er nennt sich selbst Theolog, Philosoph und Naturforscher; und zwar gilt das, so viel ich zu erkennen vermag, in folgender absteigender Reihenfolge: Zuerst Theolog; dann „christlicher" Philosoph, dann Naturforscher. Die Beweise aber, welche, meiner Ansicht nach, deutlich auf eine solche Reihenfolge hinweisen, sind die folgenden:

P. Wasmann sagt in seiner Schrift[5]): „Der Kampf um das Entwickelungsproblem in Berlin"[5]) — wobei aber hier wie später das Fettgedruckte zeigt, wie meiner Ansicht nach diese

4) Dieses Biolog. Centralbl. 1911, S. 320.
5) Freiburg i. B. 1907.

Stellen zu lesen sind, da diesen Sätzen bisweilen Doppelsinn innewohnt, was leicht übersehen werden kann – also P. Wasmann sagt: „Ich soll eine Doppelnatur haben, es soll in mir ein Theologe und ein Naturforscher stecken ... Ich bin dankbar für diese Doppelnatur. Naturforscher und Theologe sollen sich nur gegenseitig in einer Person kontrollieren, das kann nur für beide gut sein. Der Theologe hat zwar in den höheren Fragen immer das erste Wort, aber es ist doch auch sehr gut, wenn er den Naturforscher zur Seite hat, der ihm ein bischen dabei hilft und ihn vor falschen Ansichten in naturwissenschaftlichen Dingen bewahrt“[6]). Zweifellos erkennt man aus diesen Worten, dass hier der Theologe über den Naturwissenschaftler in den „höheren Fragen“ gestellt wird. Unter „höheren Fragen“ aber wird man doch nur Wichtiges und Entscheidendes zu verstehen haben.

Das Gleiche geht auch weiter daraus hervor, dass P. Wasmann seine naturwissenschaftlichen Schriften der Zensur von Theologen unterwirft. Beweis dafür ist die folgende Bekanntmachung am Kopf einer seiner Schriften, die beginnt: „Cum opus cui titulus est: Der Kampf um das Entwickelungsproblem in Berlin, ab Erico Wasmann, Sacerdote u. s. w.“ Da diese Schrift auch Nicht-Studierten in die Hände kommen könnte, so gebe ich den Wortlaut der Zensur, welche hier von Theologen über den Naturforscher Wasmann geübt wird, in deutscher Sprache wieder:

„Da das Werk mit dem Titel: Der Kampf um das Entwickelungsproblem in Berlin, das von E. Wasmann, Priester der Gesellschaft Jesu, verfasst ist, von den Revisoren derselben Gesellschaft für gut befunden worden und von ihnen für geeignet zur Herausgabe erklärt worden ist, so geben wir die Erlaubnis, dass es gedruckt werde, wenn es denen, die es angeht, gut erscheint. Zu deren Sicherheit haben wir diese von uns eigenhändig unterschriebene und mit unserem Amtssiegel versehene Erklärung gegeben. Exaten am 22. Juli 1907. Ernst Till, S. J. Präp. Prov. germ.“

Wie allgewaltig diese Macht der Entscheidung ist, welche P. Wasmann den theologischen Vorgesetzten in wissenschaftlichen Fragen zuerkennt, lassen weiter die folgenden Zitate erkennen: „Wie steht es aber mit der Bildung des menschlichen Leibes aus Erde? Eine **definitive** Entscheidung der höchsten kirchlichen Lehrautorität über die Frage, von welcher Beschaffenheit der Stoff gewesen sei, dessen Gott sich bei der Erschaffung des Menschen bediente, liegt nicht vor“[7]). Sodann: „Wenn auch die

6) L. c. S. 126.
7) S. 35.

endgültige Entscheidung darüber, was vom theologischen Standpunkte aus annehmbar ist, der höchsten kirchlichen Lehrautorität zusteht, so folgt daraus doch keineswegs, dass man über die Entwickelungstheorie überhaupt **vorher** keine Meinung äußern dürfe, da es sich um eine mannigfaltig gemischte Frage handelt"[8]).

Auch die folgenden Worte P. Wasmann's lassen ganz denselben Standpunkt erkennen. „Hat die **Zoologie** allein über den Ursprung des Menschen zu urteilen, ist sie allein hier kompetent? Nein, das ist sie nicht . . ." — — —

„Die erste Rolle unter den natürlichen Wissenschaften in der Frage nach der Herkunft des Menschen hat die Psychologie und nicht die Zoologie. Nun lehrt uns aber die Psychologie — ich spreche speziell von der Psychologie der christlichen Philosophie . . ."[9]).

Während aus obigen Zitaten mit Sicherheit hervorgeht, dass P. Wasmann auf seinem wissenschaftlichen Standpunkte nicht frei, sondern durch die Entscheidungen theologischer Vorgesetzter gefesselt ist, so finden wir bei ihm doch ausdrücklich betont, dass er trotz dieser Fesseln völlige Gedankenfreiheit habe. Er sagt: „Die Freiheit des Gedankens bewahre ich trotzdem vollständig, falls ich meine Erkenntnis auf einem Gebiet unterordne meiner Erkenntnis auf einem anderen höheren Gebiete"[10]).

Demgegenüber möchte ich erläuternd bemerken: Gewiss, die Freiheit des **Gedankens** behält man allerdings auch dann noch, wenn man sich auf diesem „höheren" Gebiete der Entscheidung einer Lehrautorität direkt oder indirekt fügt; aber man behält dann nicht mehr die Freiheit, diese Gedanken öffentlich **auszusprechen**! Diese öffentliche Aussprache aber seiner eigenen wissenschaftlichen Gedanken und Überzeugungen ist es doch allein, die den freien, ungebundenen Forscher macht. Darum ist z. B. der Modernisteneid für den, der ihn leistet — und P. Wasmann als Katholik und Priester wird ihn vermutlich doch auch geleistet haben — das Grab, zwar nicht der Gedankenfreiheit, denn die lässt sich nicht begraben, wohl aber das Grab der freien öffentlichen Aussprache der eigenen Gedanken, also das Grab der freien Forschung.

Wirklicher Naturforscher **kann** nicht der sein, der sich einer höheren Lehrautorität unterwirft. Da hilft kein Drehen und Wenden, es ist so. Zwar bin ich, als politisch konservativ, der Überzeugung, dass für ein gedeihliches Staatsleben im Interesse aller eine felsenfeste Staatsgewalt notwendig ist und dass die ganz überwiegende Mehrzahl der Bevölkerung noch lange nicht reif ist für ein so großes

8) S. 91.
9) L. c. S. 34.
10) S. 136.

Maß von Freiheiten, wie sie es begehrt. Aber Forschung, wirkliche ernste Forschung — nicht etwa solche, die sich in den Dienst einer politischen, wirtschaftlichen, religiösen oder sonstigen Partei stellt, denn das ist dann keine reine Forschung — ist nur denkbar bei vollster Freiheit, bei vollster Unabhängigkeit von Lehrmeinungen und von Meinungen Vorgesetzter und vollends solcher Vorgesetzter, die nichts oder nicht Genügendes von der Sache verstehen; wie das ja der Fall ist, wenn Theologen über naturwissenschaftliche Fragen zu entscheiden haben.

Das führt notwendig einerseits zu einer Fesselung der Naturwissenschaft, andererseits zu einer Blamage der Theologen, und damit nur zur Schädigung des Ansehens der Kirche. Siehe z. B. Copernicus. Allerdings sagt P. Wasmann im oben zitierten Buche[11]) „Gegen die Copernikanische Theorie hat gar kein definitives Urteil der höchsten kirchlichen Lehrautorität stattgefunden. Die Indexkongregation hat sich damals geirrt; das gibt heute jeder zu; sie ist ja nicht unfehlbar". Aber ich kann doch in dieser Erklärung nur einen, wenn auch geschickten, so doch verunglückten Versuch erblicken, die totale Niederlage dieser kirchlichen Vormünder der Naturwissenschaft verhüllen zu wollen.

Ich bin ausgegangen davon, dass P. Wasmann und ich zueinander in zwei so gänzlich verschiedenen Sprachen denken und sprechen, dass wir uns in gewissen Fragen absolut nicht verständigen können. Das wird aus dem oben Gesagten hervorgegangen sein; und die Überzeugung dessen war der Grund, warum ich mich überhaupt bisher bedachte, ob ich seiner Aufforderung, ihm zu antworten, entsprechen solle.

II. Einwürfe und Fragen P. Wasmann's.

Ich wende mich nun zu Einwürfen, die P. Wasmann mir macht, und zu Fragen, welche er mir stellt.

Ich hatte gesagt, die missverständliche Fassung von Wasmann's Berichterstattung über meinen Vortrag sei die Veranlassung geworden, dass andere, von orthodox kirchlicher Seite, mich nun zu Unrecht als „Zeugen" dafür zitieren, dass der Mensch überhaupt keine Ahnen gehabt habe, d. h. also, dass er aus dem „Nichts" erschaffen sei, wie ich mich nicht ganz korrekt ausdrückte. Es müsste besser geheißen haben „aus nicht belebter Masse"; denn die Bibel spricht von einem „Erdenkloß" und nicht von dem „Nichts". P. Wasmann hat also formal recht, wenn er mich darin korrigiert. Da nun aber die ganze Erde doch — nach P. Wasmann — „aus dem Nichts" geschaffen sein soll und ein Erdenkloß ein Stück dieser Erde ist, so war es immerhin nicht so ganz inkorrekt, wenn ich den Erdenkloß mit dem Nichts ident setzte. Jedenfalls wird

11) L. c. S. 135.

durch diese Korrektur, welche mir P. Wasmann erteilt, nicht das mindeste an der Missverständlichkeit seiner Zitierung meines Standpunktes geändert.

P. Wasmann hält mir nun weiter vor[12]), mein Protest sei nicht berechtigt, „denn es steht doch jedem frei, aus den Ergebnissen der Forschung eines anderen jene Schlüsse zu ziehen, die ihm selber richtig erscheinen!“ Ich hätte folglich kein Recht, mir zu verbitten, dass ich „als Zeuge für eine Ansicht angeführt werde“, die ich nicht teile.

Ich meine, hier werden zwei sehr verschiedene Dinge zusammengeworfen. Selbstverständlich kann jeder Forscher meine Worte bezw. Arbeitsergebnisse zur Grundlage eigener **Schlüsse** machen, so viel er will. Nun und nimmermehr aber darf er mich dann als „**Zeugen**“ für seine Ansicht, die der meinigen vielleicht diametral entgegensteht, anführen! Anderenfalls ist das „Zeugnis“ gefälscht. Der Forscher muss also absolut klar und scharf aussprechen, dass das **nicht** etwa **meine** Schlüsse, sondern nur **seine eigenen** sind, dass ich also durchaus nicht ein „Zeuge“ für seine Ansicht bin. Ich glaube dieses ganz allgemein Geltende wird jedermann, wird auch P. Wasmann als richtig anerkennen müssen.

Wenn also P. Wasmann mich drittens öffentlich auffordert, ich solle mit auf Grund seiner Deduktionen der Wahrheit die Ehre geben und aussprechen, dass seine Inhaltsangabe meines Vortrages nicht missverständlich gewesen sei, so ist mir letzteres, beim besten Willen gerecht zu sein, nicht möglich. Seine Worte sind tatsächlich missverstanden worden und werden bei Benutzung der älteren Auflage seines Buches, wie ich fürchte, es auch weiter werden. Ich kann P. Wasmann ganz und gar nicht beistimmen, wenn er die im folgenden wiedergegebenen beiden Aussagen, die seine und die meine, für ident erklärt. Ich unterstreiche wieder das, worauf es hier ankommt.

Ich sagte: Die Paläontologie kennt bisher keine sicheren Ahnen des Menschen. „Ahnenlos, ein wahrer homo novus, steht unsere Gattung plötzlich vor uns da in diluvialer Zeit;“ und ich schloß dann: Die Paläontologie lässt uns also noch im Stich; die Logik aber fordert, dass der Mensch tertiäre Ahnen gehabt haben muss und die Zoologie zeigt uns, dass Verwandtschaft zwischen Mensch und Menschenaffe besteht. Auf Grund der Friedenthal'schen Blutexperimente möchte man sie für eine sehr nahe halten; auf Grund anderer Erwägungen aber muss man an einer so großen Nähe der Verwandtschaft wieder irre werden.

Das waren, neben vielem anderen, der hier in Betracht kommende Satz und der weitere Inhalt meines Vortrages. P. Wasmann be-

12) L. c. S. 194.

richtete aber darüber: „Der Hauptinhalt des Branca'schen Vortrages gipfelte in folgenden Ausführungen: Der Mensch tritt uns als ein wahrer Homo novus in der Erdgeschichte entgegen, nicht als ein Abkömmling früherer Geschlechter. Während die meisten Säugetiere der Gegenwart lange fossile Ahnenreihen in der Tertiärzeit aufweisen, erscheint der Mensch plötzlich und unvermittelt in der Diluvialzeit, ohne dass wir tertiäre Vorfahren von ihm kennen."

Diese beiden hier wiedergegebenen Aussagen sind nun durchaus nicht dem Sinne nach gleichbedeutend und zwar nach zwei verschiedenen Punkten hin:

Wenn der Mensch, wie ich sagte in der **diluvialen** Zeit, plötzlich, ohne bisher bekannte Ahnen uns entgegentritt, so liegt auf der Hand, dass damit nur für einen sehr kleinen, und zwar den jüngsten Abschnitt der Erdgeschichte von mir etwas ausgesagt worden ist. Dieser Satz bedeutete eben nur so viel, dass wir in der diluvialen Zeit plötzlich auf sichere Reste des Menschen stoßen, in der tertiären Zeit bisher aber noch nicht. Das war auch bisher absolut richtig, entsprach durchaus dem Tatsächlichen und entspricht ihm auch heute noch — falls nicht etwa doch der Menschenatlas vom Monte Hermoso in Südamerika wirklich tertiären Alters sein sollte — was dann ganz verblüffend sein würde[13]). Ein solches plötzliches Auftreten zu irgendeiner Zeit ist aber eine Erscheinung, die ähnlich auch von nicht wenigen anderen Tierformen gilt, ohne dass man bei diesen auch nur den leisesten Zweifel daran haben würde, dass sie Abkömmlinge früherer Geschlechter wären; d. h. dass sie in der betreffenden älteren Formation Vorfahren gehabt haben **müssen**.

Wenn P. Wasmann dagegen als Sinn meiner Worte angibt, der Mensch trete uns in der **Erdgeschichte** plötzlich entgegen, so umfasst die Erdgeschichte doch **alle** Perioden, die wir innerhalb derselben unterscheiden; man wird daher aus Wasmann's Berichte durchaus lesen können, dass der Mensch nach mir in der **ganzen** Erdgeschichte, also **überhaupt** plötzlich auftritt, ohne in einer früheren Periode Vorfahren gehabt zu haben.

Dieser Eindruck seiner Worte wird aber noch weiter durch seinen Zusatz verstärkt, dass der Mensch in der Erdgeschichte nach mir „nicht als ein Abkömmling früherer Geschlechter" erscheine. Wenn man dies mit dem Vorhergehenden zusammen liest, so muss der Leser das notwendig so verstehen wie es lautet, d. h. also, dass ich den Menschen für plötzlich erschaffen bezw. entstanden erklärt habe — ein zoologischer Nonsens, den ich natürlich weder gedacht, noch gesprochen, noch geschrieben habe.

13) Branca, Der Stand unserer Kenntnisse vom fossilen Menschen, S. 24—42.

Allerdings setzt P. Wasmann seinem Berichte noch als drittes die Worte hinzu: „ohne dass wir tertiäre Vorfahren von ihm kennen" und hält mir entgegen, dass ich seine obigen beiden Sätze aus dem Zusammenhange herausgerissen und dadurch erst zu einem missverständlichen gemacht habe; denn er werde ja durch seinen dritten Satz näher dahin erläutert, dass das „nicht als Abkömmling früherer Geschlechter" lediglich so zu verstehen sei, dass tertiäre menschliche Vorfahren bisher unbekannt seien. Meinem Sprachgefühle nach löscht aber dieser letztere Satz keineswegs jenen Eindruck, den die ersten beiden machten, beim Leser in dieser Weise aus. Wenn daher Wasmann[14]) schreibt, seine Inhaltsangabe solle dem Sinne nach „absolut gleichbedeutend" sein mit dem, was ich gesagt habe, so gebe ich gern diese Erklärung hier wieder; aber ich muss bei meiner Überzeugung bleiben, dass P. Wasmann's Satz missverständlich war und ist und dass er für den Leser nicht das wiedergibt, was ich in jenem Vortrage sagte, der nicht den mindesten Zweifel übrig ließ, dass ich auf dem Entwickelungsstandpunkte stehe. Ein „ahnenloser Parvenu" (so sagte ich) ist ein Mensch, dessen Vorfahren unbekannte Leute sind, der aber selbstverständlich solche gehabt hat. Wer dagegen „nicht ein Abkömmling früherer Geschlechter" ist, der hat überhaupt keine Ahnen gehabt. Dass man diese nicht vorhandenen Ahnen dann auch nicht kennt, ist doch nur ein selbstverständlicher, eigentlich überflüssiger Zusatz, der die Bedeutung des Hauptsatzes nicht im mindesten verändert.

Des weiteren sagt P. Wasmann: Wenn man die Ergebnisse Branca's beider Aufsätze richtig einschätzt, so ergibt sich der Schluss, „also ist die tierische Abstammung des Menschen bis heute noch unbewiesen". Somit hat Branca dieses dargetan und „Auf Branca's **Zeugnis** in dieser Frage verzichten zu wollen, wäre ja eine Feigheit".

Ich erinnere demgegenüber zunächst an das, was ich hier auf S. 717 über die Bedeutung des Begriffes „Zeuge" gesagt habe. Dass „die tierische Abstammung des Menschen noch unbewiesen" sei, ist P. Wasmann's Schluss, der dem meinigen diametral gegenübersteht, für den er mich daher unter keinen Umständen seinen Lesern als „Zeugen" anführen darf. Ich habe gesagt — und das ist völlig richtig —, dass sichere **paläontologische** Beweise für die Konstruktion einer menschlichen Vorfahrenreihe bisher noch fehlen, dass wir uns daher von der **Zoologie** der uns so unendlich viel besser, gründlicher und umfassender bekannten heutigen Tiere Rats erholen müssen. Und hier sind doch die Beweise so handgreiflicher Natur, dass man sie unmöglich übersehen kann. Morpho-

14) L. c. S. 197.

logie, Embryologie, rudimentäre Organe des Menschen, im Vergleich mit denen namentlich der Anthropomorphen, sprechen doch eine so absolut klare und eindeutige Sprache, dass man sie nicht missverstehen kann. Überdies ist das Gesetz milliardenfach als richtig erwiesen, dass **jedes** Lebewesen, folglich auch der diluviale Mensch, auf naturgemäße Weise von seinen Vorfahren erzeugt ist. Omne vivum e vivo, ein sicherer erwiesenes Naturgesetz zoologischen Inhalts gibt es ja gar nicht[15]). Keiner also, der zoologische Sprache versteht, wird daran zweifeln, dass man die Abstammung des diluvialen Menschen von tertiären Vorfahren und wiederum die Abstammung dieser letzteren von mesozoischen Ahnen, dass man also die tierische Abstammung des Menschen für zoologisch erwiesen ansehen muss, auch wenn sichere paläontologische Beweise, welche die speziellen Vorfahren des Menschen kennen lehren würden, bisher noch fehlen; und selbst dann, wenn sie niemals gefunden werden sollten.

Ich habe bereits in meinem in Rede stehenden Buche[16]) betont, dass mich eine solche Erkenntnis nicht im mindesten in der festen Überzeugung stört, dass es in der Welt nicht bloß Materie, sondern auch ein Geistiges, Göttliches geben muss, wenn auch für uns unerkennbar, unfassbar. Hinter dem Ganzen steckt sicher mehr als nur die stumpfe, geistlose Materie. Um nicht Missdeutungen ausgesetzt zu sein, schien es mir nötig, das auch hier zu betonen[17]).

15) Und darum erscheint es mir viel wahrscheinlicher, dass jene ersten Keime, die überhaupt auf Erden sich einfanden, von auswärts her auf diese kamen und dass das Leben ebenso alt ist wie die Materie, beide von jeher. Vgl. Der Stand unserer Kenntnisse vom fossilen Menschen, S. 90—98.

16) L. c. S. 104.

17) Noch ein Missverständnis P. Wasmann's muss ich hier richtig stellen, um so mehr als mir ganz dasselbe auch in einer Zeitung aufgestoßen ist, die mein Buch besprach. Gegenüber den Angriffen, welche von Fanatikern (nur von solchen sprach ich) der Monisten gegen mich bezw. gegen Andersdenkende gerichtet wurden, sagte ich: Verhältnismäßig leicht ist es für den, der in gesicherter Lebensstellung sich befindet, durch solche Angriffe sich nicht beirren zu lassen. Schwer aber ist das für den, der als unbemittelter junger Gelehrter sich erst eine Stellung erringen muss (l. c. S. 96). P. Wasmann dagegen (l. c. S. 296) gibt das irrtümlicherweise so wieder, „dass jüngere unbemittelte Gelehrte . . . durch dieses Vorgehen davon abgeschreckt würden." Ich habe nicht ein Wort davon gesagt, denn es wäre eine grobe Beleidigung meiner jungen Kollegen, wenn ich behauptet hätte, dass sie, trotz anderer Meinung, sich durch solche Angriffe wirklich abschrecken ließen, dieselbe öffentlich zu äußern. Im Gegenteil, ich habe ihnen nur die größere Ehre zuerkannt, indem ich sagte: Ich habe es leicht, jene aber haben es schwer.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. 1. Dezember 1911. № 23.

Inhalt: **Ulehla**, Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung (Schluss). — **Miehe**, Über den Okzipitalfleck von *Haplochilus panchax*. — **Miehe**, Über die javanische *Myrmecodia* und die Beziehung zu ihren Ameisen. — **Lubosch**, Was lehrt die Phylogenese der Gelenke für die Beurteilung des Kaugelenkes der Säugetiere? — Arrhenius, Das Schicksal der Planeten. — Sjöstedt, Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen zoologischen Expedition nach dem Kilimandjaro, dem Meru und den umgebenden Massaisteppen Deutsch-Ostafrikas 1905—1906. — Berichtigung.

Ultramikroskopische Studien über Geifselbewegung.

Von Vladimìr Úlehla.

(Schluss.)

D. *Phaeophyceae.*

Familie *Ectocarpaceae*[26]).

Schwärmer[27]) von *Phyllitis fascia* und *Scytosiphon* gewann ich, wenn ich die Algen in feuchter Luft dunkel hielt, und dann eine Probe in Wasser legte. In 5—10 Minuten wimmelte es von Schwärmern; *Scytosiphon* erwies sich noch günstiger als *Phyllitis*. Beim wiederholten Herausnehmen aus dem Wasser konnte die Schwärmerproduktion bei *Scytosiphon* viele Tage lang fortdauern, während *Phyllitis* alsbald unter diesen Bedingungen gelitten hatte.

Die Beobachtungen wurden im Winter und wegen der großen Empfindlichkeit der Schwärmer gegen höhere Temperaturen in kaltem Raum ausgeführt. Trotzdem gingen die Schwärmer im Dunkelfeld sehr rasch zugrunde. Die hohe Intensität war es nicht, sondern

26) Herr Prof. Kuckuck (Helgoland) hatte die große Liebenswürdigkeit, mir mehrfach lebendes Material von Ectocarpaceen mit Sporangien zuzusenden, wofür ich ihm bestens danke.

27) Siehe besonders Berthold (1881, 1897), Goebel (1878), Oltmanns (1897), Sauvageau (1896), Thuret (1850), Thuret et Bornet (1878).

der Luftabschluss, der sie schädigte. Denn ins Dunkelfeld ohne Deckglas gebracht, blieben sie sehr lange munter.

Der Körper eines Schwärmers[28]) ist birnförmig. Das schmale Ende ist das Vorderende des Körpers. In der Mitte der etwas abgeplatteten ventralen Seite sind die beiden Geißeln inseriert; die dorsale Seite ist mehr gewölbt (Abb. 67 *a*). Die Geißeln sind als Schwimmgeißel und Schleppgeißel ausgebildet. Die Schwimmgeißel ist 2—4mal so lang wie der Körper, die Schleppgeißel ungefähr von Körperlänge. Die Tätigkeit während der Bewegung wurde früher nicht beobachtet.

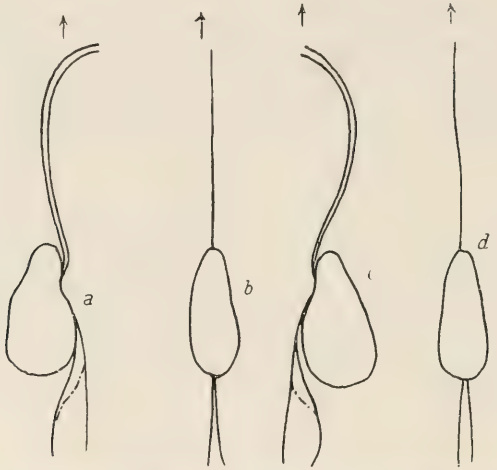


Abb. 67. *Scytosiphon lomentarius*. *a*—*d* Ein schwimmendes Individuum in 4 Hauptphasen. Lichtraum der Schwimmgeißel in der „Profilansicht" flächenförmig, in der „Flächenansicht" strichförmig.

Die Schwärmer schwimmen im Dunkelfeld schnell, mit ziemlich rascher Rotation. Eine Umdrehung entspricht etwa einem Wege von 2—3facher Körperlänge. Die Schwimmgeißel ist in einem Lichtraum verschwunden, dessen Gestalt ganz an den von *Monas* erinnert, der sich aber dadurch von jenem unterscheidet, dass (in normalem Zustand) die „Flächenansicht" (Abb. 67 *a*, *d*) ganz strichförmig, die Profilansicht dagegen (Abb. 67 *a*, *c*) schmal flächenförmig aussieht. Von der Profilansicht aus ist im Lichtraum ein leises Zittern wahrzunehmen, das wohl von sehr engen Flächenwellen stammt. Die konkave Seite des Lichtraumes ist der ventralen Körperseite zugewendet.

Die hintere Geißel dient offenbar als Steuer. Sie bewegt sich anders als die Schwimmgeißel. Die dem Körper zugewendete Seite ihres Lichtraumes leuchtet stärker, ist mehr eingekrümmt (siehe

28) Dessen Entwickelung und Morphologie unter anderen Kuckuck (1892, 1898), Thuret (1878) und Berthold (1881) studiert haben.

Pandorina) und kürzer. Hier (Abb. 67 *c*) erfolgt der Schlag. Eine Lichtlinie wie bei *Pandorina* ist auch hier manchmal sichtbar. Sie entspricht, wie sich bei Verlangsamung der Bewegung zeigt, der Geißel, die den Lichtraum nicht nur umschwingt, sondern bei dem Übergang in die Kontraktionslage vorübergehend eine schraubige Einkrümmung annimmt, um dann wieder in eine einfache Biegung überzugehen. Bei der Profilansicht erscheint der Lichtraum schmal und symmetrisch.

Breites Kreisen erfolgt bei *Scytosiphon* mit Rotation. Der Lichtraum der Schwimmgeißel erweitert sich in der Flächenansicht und es liegt da eine volle Analogie mit *Monas* vor. Bei *Phylitis* kreist

Abb. 68.

Phyllitis fascia.

Kreisendes Individuum ohne Rotation Lichtraum asymmetrisch.

Abb. 69.

Dasselbe. Kreisendes Individuum mit Rotation. Lichtraum in Profilansicht.

Abb. 70.

Dasselbe. Langsam schwimmendes Individuum. Geißel in Flächenwellen bildet Lichtraum (*a*). Profilansicht bleibt strichförmig.

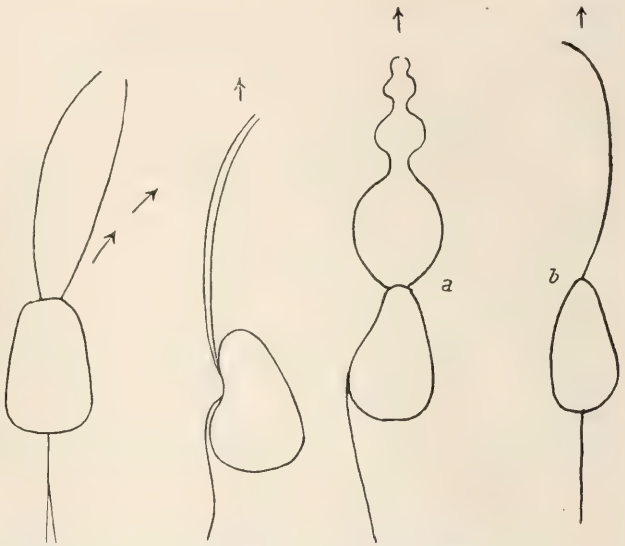


Abb. 68. Abb. 69. Abb. 70.

der Körper ohne oder mit langsamer Rotation, die Rückenseite gleitet auf dem Substrat. Die Schwimmgeißel erweitert ihren Lichtraum nicht symmetrisch (Abb. 68 *a*, 69 *b*). Die weniger ausgebauchte Seitenkontur liegt an der inneren Seite des Kreises.

Wenn die Bewegung verlangsamt wird, erweitert sich der Licht raum in der Flächenansicht ganz gewaltig. Endlich können die Schwingungen so langsam werden, dass der Lichtraum schwindet. Während jetzt die Geißel reine Flächenwellen ausführt, schwimmt das Individuum (die Schleppgeißel ist meistens schon starr) doch nach vorn (Abb. 70 *a*, *b*). Ich führe diese Erscheinung, die wohl schon eine Schädigung vorstellt, nur deswegen an, um zu zeigen, dass es mehrere Möglichkeiten gibt, um eine wirksame Schwimmkomponente zu gewinnen.

Nach dem Geschilderten folgt die Bewegung der Ectocarpaceenschwärmer mehr den Prinzipien, die wir bei *Monas* schilderten, als

den bei *Bodo* beobachteten. Mit der Entwickelung einer Schleppgeißel, die das nötige Steuern durch Neigung des Lichtraumes leicht besorgt, mag es zusammenhängen, dass die Schwimmgeißel steifer und weniger abwechslungsfähig geworden ist als die Hauptgeißel von *Monas*. Eine Abbiegung des Lichtraumes wurde dementsprechend nie beobachtet.

E. *Hepaticae*.

Marchantia polymorpha. Das Entstehen und die Morphologie der Spermatozoiden von *Marchantia* wurde besonders durch Arbeiten von Guignard (1889), Ikeno (1903) und Belajeff (1894) klargelegt. Bisher wurde nur auf die Bewegung des ganzen Spermatozoiden geachtet. Dasselbe gilt von den Farnspermatozoiden[29]).

Die *Marchantia*-Spermatozoiden haben, wie überhaupt die Spermatozoiden der Moose, für isokont gegolten. Ich fand dagegen, dass sie heterokont sind.

Der Körper ist spiralig gewunden. An dem dünneren Vorderende, an einem besonderen Ansatz, sind die beiden Geißeln angewachsen. Sie sind sehr starr, lang und in kurzen, flachen (= bandförmigen) Raumwellen gewunden.

Was das Beobachten während des Schwimmens anbelangt, so entstehen Schwierigkeiten dadurch, dass bei dem Austritt der Spermatozoiden auch viel Schleim austritt, der im Dunkelfeld, wie alle Kolloide, eine milchige Trübung liefert. Es wurde deswegen ein reifer Hut mit Antheridien nur einen Moment in einen klaren Wassertropfen gelegt und so eine erwünschte Verdünnung des hervorquellenden Schleimes erzielt.

Bei der normalen Schwimmbewegung schraubt sich der Körper, der rechtsschraubig gewunden ist, unter Rotation in das Wasser ein. Die Geißel *I* ist dabei um ihn in einer gleichsinnigen Schraube gewunden (Abb. 71); einige lange und schmale Raumwellen verlaufen an ihr. Während die Wellen der Spitze zu verlaufen, tritt abwechselnd eine Kontraktion und Dilatation der Geißel ein. Alles das geschieht so langsam, dass kein Lichtraum entsteht. Durch die Kontraktion erteilt sie der Spitze des Körpers einen Drehimpuls, sie schraubt den Körper ein. Die Geißel *II* verläuft durch die fast kreisförmige Schleife der Geißel *I* nach hinten und wird beim Vorwärtsschwimmen nachgezogen. Es verlaufen an ihr sehr viele kurze und starre Raumwellen, so dass die Geißel einem *Spirochaete*-Körper ähnelt. Sie verlaufen ruckweise, die steifere Seite der Wellen leuchtet (Abb. 71, 72); Azimutfehler in der Beleuchtung ist bei dieser Beobachtung ausgeschlossen. Die Dilatationen geben hier einen Schlag nach hinten. Außerdem ist die ganze Geißel in

29) Siehe Bruchmann (1909), Lidforss (1905), K. Shibata (1905) und besonders Hoyt (1910).

ein bis zwei lange Raumwellen gewunden, was möglicherweise passiv durch die Rotation des Körpers geschieht. Die verschiedenen Funktionen der beiden Geißeln kann man schon an unreifen Spermatozoiden sehen, die mit noch ganz kurzen Geißeln austreten (Abb. 73). Da verlaufen an der Geißel *II* schon die gedrungenen Raumwellen und treiben den noch kugeligen Körper nach vorn, während die Geißel *I* sich seitlich krümmt und durch kurze Kontraktionen den Körper zur Rotation zu bringen sucht. Es sind also beide Geißeln in ihrem Verhalten ganz verschieden.

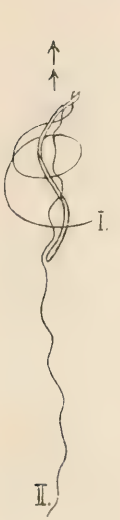


Abb. 71.

Abb. 72.

Abb. 73.

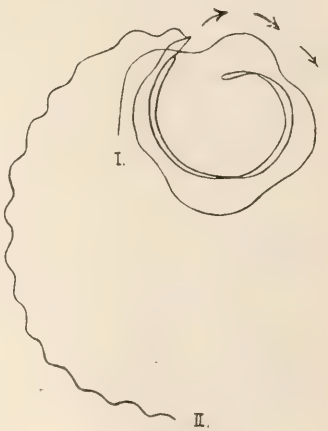


Abb. 74.

Abb. 71—74. *Marchantia*-Spermatozoiden.

Abb. 71. Ein nach vorn schwimmendes Spermatozoid, Heterokontie der Geißeln zeigend.
Abb. 72. Fluchtreaktion, beide Geißeln heben sich nach vorn.
Abb. 73. Ein unreifes Individuum. Die Geißel (*I*) wenig entwickelt.
Abb. 74. Ein gegen das Deckglas rotierendes Individuum.

Die Spermatozoiden schwimmen gegen das Deckglas hin und rotieren da auf der Stelle, wie das für *Ulothrix*-Schwärmer geschildert wurde. Dann sind die Funktionen der beiden Geißeln besonders deutlich (Abb. 74).

Bei einer Fluchtreaktion (siehe Hoyt, 1910) gegen zu starkes Licht heben sich beide Geißeln in eine Vorwärtsstellung (Abb. 72). Geißel *I* flacht sich zu einer Spirale ab, endlich kommt sie vor den Körper zu liegen, sie stellt jetzt eine umgekehrt gewundene Schraube vor und die Kontraktion sucht jetzt den Körper in einer entgegengesetzten Richtung zu schrauben, also rückwärts zu treiben. Die Geißel *II* stellt sich schief und ändert so die Richtung.

Diese Verhältnisse sind allerdings sehr schwer herauszufinden wegen des schon erwähnten Schleims und des merkwürdigen „Krabbelns“ des gewundenen Körpers.

Anzuschließen wären hier Untersuchungen über tierische Spermatozoiden, die leider nicht ausgeführt werden konnten. Ihre Bewegung, die verhältnismäßig langsam erfolgt, ist besonders durch Hensen (1887) und Koltzow (1908) untersucht worden. Es liegen hier andere Verhältnisse vor als bei der echten Geißelbewegung und ich würde vorschlagen, diese Bewegung als einen besonderen Typus neben der Cilien-, Flimmer- und Geißelbewegung zu unterscheiden.

Zusammenfassung einiger Resultate.

Bei der Tätigkeit der plasmatischen Fortbewegungsorgane hat Valentin (1842) vier Typen aufgestellt: *Motus undulatus*, *uncinatus*, *vacillans* und *infundibuliformis*. Später hat man zunächst einmal diese Organe in drei Gruppen gebracht, die Cilien, die Flimmern und die Geißeln. Während nun die Bewegungsart der Cilien und Flimmern verhältnismäßig einfach und leicht verständlich ist, bot das Studium der Geißeln große Schwierigkeiten. Bütschli insbesondere hat die Valentin'sche Einteilung völlig umgestoßen, da er zeigen konnte, dass diese Bewegungsformen bei einem und demselben Individuum unmittelbar ineinander übergehen können. Doch sucht er alle diese Typen auf ein einheitliches Prinzip (Schraubenprinzip) zurückzuführen.

In den vorliegenden Untersuchungen konnte festgestellt werden, dass dieses Prinzip jedenfalls keine allgemeine Gültigkeit besitzt. Vielmehr zeigte sich folgendes:

1. Die normaltätige Geißel umschwingt oder durchschwingt durch ganz verschiedenartige Krümmungen einen gegebenen Raum. Dieser Raum, den wir Lichtraum nennen, ist von komplizierter Gestalt, die jedenfalls selten eine Rotationsfigur vorstellt.

2. Dieser Lichtraum kann bei voller Geißeltätigkeit seine Gestalt verändern, wodurch Änderungen der Bewegungsrichtung in gesetzmäßiger Weise bedingt werden. Es muss also gleichzeitig mit den normalen Einkrümmungen der Geißel, durch die die Bewegung zustande kommt, auch noch eine Einkrümmung der Geißel im ganzen möglich sein, woraus man auf eine sehr komplizierte Geißelstruktur schließen muss. (Dagegen z. B. siehe Prowazek 1910.)

3. Die Bewegungsschnelligkeit der Geißel ist eine viel größere als man sich das meistens dachte (siehe Prowazek, 1900), weil man meist an geschädigten Individuen beobachtete.

4. Durch äußere Einflüsse wird die reguläre Geißeltätigkeit sehr leicht beeinflusst. Sie wird langsam und unregelmäßig und es dürfte

außerordentlich schwer sein, aus Beobachtungen an solchen geschädigten Individuen Schlüsse auf die normale Geißelbewegung zu ziehen.

5. Bei aller Verschiedenheit im einzelnen hat sich als fast allgemeines Resultat ergeben, dass die Geißel nicht mit einem Schraubenprinzip, sondern mit einem Ruderprinzip arbeitet, d. h. wenn auch Raumwellen an ihr verlaufen, dass diese durch seitliche Schläge (Kontraktionen), deren Wirkungen sich summieren, und nicht durch Einschrauben den Körper nach vorn bringen. Dies ist besonders augenscheinlich bei solchen Geißeln, die seitlich stehend Raumwellen aufweisen (*Euglena*, Abb. 35).

6. Die Verschiedenheiten der Geißeltätigkeit lassen sich am besten überblicken, wenn man verwandte Formen zu Typen zusammenfasst. Als solche Typen mögen die folgenden sechs gelten. Es fehlt natürlich nicht an Übergängen zwischen ihnen.

I. Monadentypus. Geißel lang, ohne Endstück, gleichmäßig dick, stielrund, nach allen Seiten hin sehr biegsam, einer ösenförmigen Einkrümmung leicht fähig. Bewegt sich in vielen Raumwellen, die zu Flächenwellen abgeplattet werden können. Lichtraum vorhanden, im ganzen biegsam, nach vorn gerichtet.

(*Monadaceae*. Schwimmgeißel der *Ectocarpaceae*).

II. Chrysomonadentypus. Geißel wie bei *I*, nur kürzer und steifer. Bewegt sich in wenigen Raumwellen oder Flächenwellen. Lichtraum nicht in dem Maße biegsam wie bei *I*.

(Chrysomonaden, Schwimmgeißel von *Bodo saltans*.)

III. Euglenentypus. Geißel lang, bandförmig, im Sinne des kleinen Durchmessers biegsamer, tordiert. Der Lichtraum seitlich gerichtet. Bewegt sich in schleifenförmigen Raumwellen.

(*Euglena*, *Cryptomonaden.*)

IV. Bodotypus. Geißel mit langem Endstück (Peitschengeißel), ziemlich starr, bewegt sich langsam ohne Lichtraum in 1—2 flachen Raumwellen, kann sich anheften oder gleiten, ist einer schleifenförmigen Biegung nicht fähig.

(*Bodo*-Schleppgeißel, *Entosiphon*-Schleppgeißel.)

V. Clostridiumtypus. Geißel lang, relativ starr, in kleinen, steifen Schraubenwindungen tordiert, die langsam und stoßweise dem apikalen Ende zu, durch basale Biegung einzeln eingeleitet, verlaufen. Kein Lichtraum. Entwickelte Energie gering. Die Organismen gleiten an der Unterlage oder schweben im Schleim.

(*Clostridium*, Geißel *II* der *Marchantia*-Spermatozoiden.)

VI. Chlorophyceentypus. a) Schwärmertypus. Geißel kurz, stielrund, starr, einer ösenförmigen Einkrümmung unfähig. Der Basalteil ist viel biegsamer. Sie umschwingt einen Lichtraum, indem sie sich als Ganzes kontrahiert.

(*Chlamydomonas*-, *Ulva*-, *Draparnaldia*-, *Oedogonium*-Schwärmer, *Spirillum undula*.)

b) *Pandorina*-Typus. Die Geißel ist länger und biegsamer, manchmal schwach bandförmig. Sie ist an der Basis nicht biegungsfähiger als an anderen Stellen. Sie nimmt vorübergehend nach der Seite des Schlages hin eine schraubige Gestalt an. Manchmal bemerkt man in ihr ein Zucken und Zittern.

(Vegetative Individuen von *Chlamydomonas, Pandorina, Gonium, Spirillum volutans*; Schleppgeißel der *Ectocarpaceen.*)

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Straßburg ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Ludwig Jost, bleibe ich dauernd dankbar für sein liebenswürdiges Interesse an meinen Untersuchungen und die stete Hilfe und Anregung, die er mir hat zuteil werden lassen.

Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. Emil Hannig herzlich für seine Aufmerksamkeit mir und meiner Arbeit gegenüber.

Straßburg i./E., Botan. Inst. der Universität, 11. Juli 1911.

Literaturverzeichnis.

Alexieff, Sur la morphologie et la division de *Bodo candatus* (Duj.) Stein. Compt. rend. soc. biol. 1911, T. 70.

Awerinzew, Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten (*Chilomonas*). Zool. Anz., 1907, Bd. 31, Heft 25.

Belajeff, Über Bau und Entwickelung der Spermatozoiden der Pflanzen. Flora 1894, Bd. 79.

Berthold, Studien über Protoplasmamechanik, 1886.

— Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. Mitt. a. d. zool. Station zu Neapel, 1881, Heft 3.

— Bemerkungen zur Abhandl. von Fr. Oltmanns: Über Scheinkopulation bei *Ectocorpus* und anderen Algen. Flora, 1897, Bd. 83.

Blackman, The primitive Algae and Flagellata. Annales of bot., 1901, Vol. 15.

Blochmann, Bemerkungen über einige Flagellaten. Zeitschr. f. wissensch. Zool., 1884, Bd. 40.

— Über die Kernteilung bei *Euglena*. Biol. Centralbl., 1894, Bd. 14.

— Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. II. Aufl., 1895.

Brandt, Die kolonienbildenden Radiolarien des Golfes von Neapel, 1885.

Braun, Al., Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, 1859.

Bruchmann, Von der Chemotaxis der *Lycopodium*-Spermatozoiden. Flora, 1909, Bd. 99.

Burri, Das Tuscheverfahren als einfaches Mittel zur Lösung einiger schwierigen Aufgaben der Bakteriologie. Jena 1909.

Bütschli, Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Oraganismen. Zeitschr. f. wissensch. Zool., 1878, Bd. 30.

— *Mastigophora* (*Protozoa* 2) in Bronn, Klassen und Ordnungen, 1883—1887,

— Bemerkungen über Cyanophyceaen und Bacteriaceaen. Arch. f. Protistenkunde. 1902, Bd. 5.

Cienkowski, Über Schwärmerbildung bei Radiolarien. Arch. f. mikrosk. Anat., 1871, Bd. 7.

Cohn, Untersuchungen über die mikroskopischen Algen und Pilze, 1853.

Dangeard, Recher. sur les *Cryptomonadineae* et les *Euglenae*. Le Botanist, 1889, Tom. 1.

Dangeard, Recher. sur les *Euglèniens*. Le Botanist, 1902, Tom. 8.
— Memoire sur les *Chlamydomonadinées* ect. Le Botanist, 1898, Tom. 6.
— Observations sur le *Monas vulgaris*. Compt. rend., 1903.
Davis, Notes on the life history of a blue-green motile cell. Botan. Gazette, 1894, Vol. 7.
Dill, Die Gattung *Chlamydomonas* und ihre nächsten Verwandten. Jahrb. f. wissensch. Botanik, 1895, Bd. 28.
Ehrenberg (Werneck), Untersuchungen über mikroskopische Organismen in der Umgebung von Salzburg. Monatsber. d. Berlin. Akademie, 1841.
Engelmann, Über die Flimmerbewegung. Jen. Zeitschr. f. Medizin, 1868, Bd. 4.
— Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung. Herrmann's Handbuch d. Physiologie, 1879, Bd. 1.
— Über Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. Arch. f. d. ges. Physiol., 1882, Bd. 29.
Erhard, Studien über Flimmerzellen. Arch. f. Zellforschung, 1910, Bd. 4.
Fisch, Untersuchungen über einige Flagellaten u. s. w. Zeitschr. f. wissensch. Zool., 1885, Bd. 42.
Fischer, Alfred, Über die Geißeln einiger Flagellaten. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1894, Bd. 26.
— Untersuchungen über Bakterien. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1895, Bd. 27.
Franzé, Die Polytomeen, eine morphol.-entwickelungsgeschichtliche Studie. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1894, Bd. 26.
Fuhrmann, Die Geißeln von *Spirillum volutans*. Centralbl. f. Bakteriologie, 1909, Abt. II, Bd. 25.
Gaidukow, Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in der Biologie und der Medizin. Jena 1910.
Goebel, Zur Kenntnis einiger Meeresalgen. Bot. Zeitung, 1878.
Goroschankin, *Chlamydomonas Braunii*. Bull. de la societ. imp. des Naturalistes de Moscou, 1890.
Guignard, Developpement et constitution des Antherozoides. III. Fougères. Revui gener. de Botanique, 1889, Tom. I.
Haase, Studien über *Euglena sanguinea*. Arch. f. Protistenk., 1910, Bd. 20.
Hansgirg, *Prodromus* der Algenflora von Böhmen, 1886.
Hartmann, Das System der Protozoen. Arch. f. Protistenk., 1907, Bd. 10.
— Flagellatengenus *Brinucleata*. Arch. f. Protistenk., 1910.
— und Chagas, Flagellatenstudien. Memoires do Instituto Oswaldo Cruz, 1910.
Hensen, Physiologie der Zeugung. Handb. d. Physiol., 1887, Bd. 6.
Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Handb. d. physiol. Botanik. I. Leipzig 1867.
Hoyt, Physiological aspects of fertilization and hybridization in Ferns. Botanical Gazette, 1910, Vol. 49.
Ikeno, Beiträge zur Kenntnis u. s. w.; die Spermatogenese von *Marchantia polymorpha*. Beihefte z. Botan. Centralblatt, 1903, Bd. 15.
Iwanoff, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chrysomonaden. Bull. Akad. Imp. de sc. de St. Petersbourg 1889, ser. 11.
Jacobsen, Kulturversuche mit einigen niederen Volvocaceaen. Zeitschr. f. Botan., 1910, Jahrg. 2.
Jennings, Studies on reactions to stimuli in unicellular organism. V, VI. (*Chilomonas*.) American Journal of Physiol., 1900, Vol. 3.
— Das Verhalten der niederen Organismen u. s. w. Deutsch von Mangold. Leipzig 1910.
Jost, Beiträge zur Kenntnis der Coleochaeten. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch., 1895, Bd. 13.
— Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. II. Aufl. Jena 1910.
Karsten, *Rhodomonas Baltica*, n. sp. n. g. Jahresber. d. Kommission z. wissensch. Untersuch. d. deutsch. Meere, 1898, N. F., Abt. Kiel, Bd. 3.

Kent, Manual of *Infusoria*. London 1880—1882.
Keuten, Die Kernteilung der *Euglena viridis*. Zeitschr. f. wissensch. Zool., 1895, Bd. 60.
Klebs, Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen, 1883, Bd. 1, Heft 3.
— Flagellatenstudien. Zeitschr. f. wissensch. Zool., 1892, Bd. 55.
— Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
Klein, Morphologische und biologische Studien über die Gattung *Volvox*. Jahrb. f. wissensch. Botanik, 1889, Bd. 20.
Kirchner, Zur Entwickelungsgeschichte von *Volvox minor* Stein. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 1883, Bd. 3, Heft 1.
Koltzow, Studien über die Gestalt der Zelle. II. Untersuchungen über das Kopfskelett des tierischen Spermiums. Arch. f. Zellforsch., 1908, Bd. 2, Heft 1.
Kuckuck, Über die Paarung von Schwärmsporen bei *Scytosiphon*. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1898, Bd. 16.
— *Ectocarpus siliculosus* u. s. w. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1892, Bd. 10.
Künstler, Contribution à l'étude des flagelles. Bull. soc. zool. de France, 1882, Tom. 7 A.
Lemmermann, Algen I in Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, 1910, Bd. 3.
Lenhossek, Über Flimmerzellen. Verhandl. d. anatom. Gesellsch., 1898.
Lidforss, Über die Reizbewegungen der *Marchantia*-Spermatozoiden. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1905, Bd. 41.
Massart, Recherches sur les organismes inférieures. Bull. de l'Academie Belg., 1891, Tom. 12.
Mayer, H., Untersuchungen über einige Flagellaten. Revui Suisse de Zool., 1897, Bd. V.
Merton, Über den Bau und die Fortpflanzung von *Pleodorina Illinoisensis*. Zeitschr. f. wissensch. Zool., 1908, Bd. 90.
Meyer, A., Über den Bau von *Volvox aureus*. Bot. Zeit., 1896, Bd. 56.
Migula, Beiträge zur Kenntnis des *Gonium pectorale*. Bot. Centralbl., 1890, Bd. 43.
Molisch, Über den Goldglanz von *Chromophyton Rosanofii*. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien, 1901. Math.-nat Kl., Bd. 110. I.
Naegeli, Rechts und Links. Ortsbewegungen der Pflanzenzellen. Beitr. z. wissensch. Bot., 1860, Heft 2.
Oltmanns, Über Scheinkopulation bei Ectocarpeen und anderen Algen. Flora, 1897. Bd. 83.
— Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora, 1892, Bd. 75.
— Morphologie und Biologie der Algen, I, II. Jena 1904, 1905.
Pascher, Chrysomonaden des Großteiches bei Hirschberg in Nord-Böhmen. Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Abh. 1900, Bd. I.
— Zwei braune Flagellaten. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1911, Bd. 29. Über die Beziehungen der Cryptomonaden zu den Algen. Ebenda.
Pfeffer, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, 1884, Bd. 1, Heft 3.
— Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, 1888, Bd. 2, Heft 3.
— Pflanzenphysiologie II, 1904.
— Die Anwendung des Projektionsapparates zur Demonstration von Lebensvorgängen. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1900, Bd. 35.
Plenge, Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern u. s. w. Verhandl. d. math.-med. Vereins in Heidelberg, 1898, N. F., Bd. 6.
Pringsheim, N., Über Paarung von Schwärmsporen u. s. w. Monatsber. d. kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, 1869, Oktober.
Prowazek, Protozoenstudien II (Geißel und Cilie). Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien, 1900, Bd. 12.

Prowazek, Kernteilung und Vermehrung der *Polytoma*. Öst. bot. Zeitschr., 1901, Bd. 51.
— Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk., 1903, Bd. 2.
— Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen) 1910.
Purkyně und Valentin, De phaenomeno generali et fundamentali motus vibratorii continui. 1835.
Pütter, Die Flimmerbewegung. Ergebnisse der Physiologie. Wiesbaden 1903. 2. Jahrg., 2. Abt.
Reichert, Über die Sichtbarmachung der Geißeln und die Geißelbewegung der Bakterien. Centralbl. f. Bakteriol., 1909, Abt. I, Bd. 51.
Rostafinski, Quelques mots sur l'*Haematococcus lacustris* etc. Mém. de la Soc. nat. des Scien. nat. de Cherbourg 1875, T. 19.
Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora, 1891, Bd. 88.
Sauvageau, Observations relatives à la sexualité des Phéosporées. Journ. de Bot. 1896, Tom. 10.
Schacht, Die Spermatozoiden im Pflanzenreich. Braunschweig 1864.
Schaudinn, Untersuchungen über den Generationswechsel von *Trichosphaerium Sieboldii*. Anhang zu den Abh. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Berlin 1900. Physikalische Abh.
Senn, *Flagellata* in Engler-Prantl Natürliche Pflanzenfam., 1900. I. I. Abt. 1a.
Seligo, Untersuchungen über Flagellaten. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl., 1882, Bd. 7.
Shibata, Studien über die Chemotaxis der *Isoëtes*-Spermatozoiden. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1905, Bd. 41.
Siedentopf, Über mikroskopische Beobachtungen bei Dunkelfeldbeleuchtung. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, 1908, Bd. 25.
— Über einen neuen Fortschritt in der Ultramikroskopie. Ber. d. deutsch physik. Gesellsch., 1910, Bd. 28.
Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena 1878.
Stein, Der Organismus der Infusionstiere III. 1. Hälfte (*Flagellata*). Leipzig 1878.
Steuer, Über eine Euglenoide aus dem Canale grande von Triest. Arch. f. Protistenk., 1904, Bd. 3.
Thuret, Recherches sur les zoospores des algues etc. Ann. scient. nat. bot., 1850, Ser. 3, Tom. 14.
Thuret et Bornet, Études physiologiques, 1878.
Úlehla, Die Stellung der Gattung *Cyathomonas* im System der *Flagellata*. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1911, Bd. 29.
Unger, Pflanze im Momente der Tierwerdung. Wien 1843.
Valentin, Flimmerbewegung in Wagner's Handbuch d. Physiologie, 1842, Bd. 1.
Verworn, Psychophysiologische Protistenstudien. Jena 1889.
— Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. Pflüger's Arch., 1890, Bd. 48.
— Allgemeine Physiologie. Jena 1901.
Wager, On the eye-spot and flagellum of *Euglena viridis*. Journ. Lin. Soc., London 1900, Vol. 27.
Walz, Beitrag zur Kenntnis der Zoosporenbildung bei den Algen. Bot. Zeit., 1868.
Wille, Algologische Notizen IX—XIV. Nyt Magaz. for Naturvidensk., 1903, Bd. 41.
Winter, Zur Kenntnis der Thalamophoreen. I. Arch. f. Protistenk., 1907, Bd. 10.
Woronin, Über *Chromophyton Rosanofii*. Bot. Zeit., 1888.
Zumstein, Zur Morphologie und Physiologie d. *Euglena gracilis* Klebs. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1900, Bd. 34.

Über den Okzipitalfleck von Haplochilus panchax.

Von H. Miehe.

Haplochilus panchax, von den Malayen Kapala tima, von den Sundanesen Sisik malik genannt, ist ein kleiner Cyprinodontide, der in javanischen Gewässern häufig ist und der auch neuerdings durch den Handel verbreitet, bei uns in vielen Aquarien angetroffen wird. Ich lernte diesen kleinen Fisch in den Vorstenlanden kennen, wo in einem kleinen Staubecken seine gleich Silberflittern im Wasser glitzernden Schwärme meine Aufmerksamkeit erregten. Die Fische besitzen nämlich auf ihrem Kopf ein kleines rautenförmiges Feld von starkem metallischem Glanze und haben daher auch ihren malayischen Namen (Kapala tima bedeutet Zinnkopf) bekommen. Das Verhalten des silbernen Okzipitalfleckes ist so eigenartig, dass ein kurzer Bericht über meine Beobachtungen dem biologisch interessierten Leser vielleicht willkommen ist[1]).

Schon als ich den Versuch machte, die Tiere zu fangen, fiel es mir auf, dass die von der Oberfläche in tiefere Wasserschichten tauchenden Fische ein deutliches Abnehmen des Silberglanzes zeigten. Als ich dann eine Anzahl Zinnköpfe in einem kleinen Tongefäß durch einen darauf gelegten schwarzen Pappdeckel total verdunkelte, sah ich nach dem Entfernen des Deckels, dass der vorher stark silbern glänzende Fleck vollkommen schwarz geworden war, sofort aber nach dem Zutritt des Lichtes sich wieder bis zu seinem früheren Glanze erhellte. Planmäßige Versuche zeigten dann in der Tat, dass der Okzipitalfleck außerordentlich rasch und präzis auf Licht reagiert, dergestalt, dass er im Licht stark silberglänzend ist, im Dunkeln sofort beginnt dunkler zu werden und nach längstens einer Minute tiefschwarz ist, nach erneuter Beleuchtung aber schon nach 5 Sekunden wieder den alten Glanz erreicht. Im direkten Sonnenlicht befindliche Tiere sind so empfindlich, dass sogar schon das Beschatten mit der Hand genügt, die Reaktion wenigstens in ihren Anfängen auszulösen. Weitere Versuche ergaben, dass es nur das Licht ist, das die Erscheinung hervorruft. Kälte oder Wärme, psychische Momente, ein Erschrecken und Umherjagen, und vor allem die Farbe des Untergrundes, auf dem die Fischchen standen, erwiesen sich als vollständig gleichgültig für das Verhalten des Silberfleckes. Die Mechanik des Schwarzwerdens ließ sich unter dem Mikroskop sehr gut verfolgen. Wurde das Mikroskop soweit verdunkelt, dass man den Fisch noch eben erkennen konnte, so sah man auf dem vorher rein silbernen Feld schwarze Punkte auftauchen und sich rasch vergrößern, so dass es bald schwarz gesprenkelt war. Weiter ging die Reaktion nicht, doch kann man

1) Ausführlicheres findet man in meinen „Javanischen Studien“ (Abhandl. d. Math.-Phys. Kl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., Bd. XXXII, Nr. 4, 1911).

annehmen, dass bei totalem Lichtabschluss die schwarzen Chromatophoren sich zu einem dichten Tapetum zusammenschließen und so das darunter befindliche Argenteum gänzlich bedecken. Eine genauere anatomische Untersuchung wurde nicht angestellt, ich will nur erwähnen, dass sich das Silberfeld direkt auf der Schädelkapsel befindet und so orientiert ist, dass sein Mittelpunkt ungefähr mit der vorderen Spitze des sich keilförmig zwischen die beiden Hälften des Mittelhirns hineinschiebenden Nachhirns zusammenfällt. Doch bedeckt es nur einen kleinen Teil des Gehirns. Die beweglichen Chromatophoren breiten sich unmittelbar über dem Argenteum aus, unterhalb der betreffenden Schuppe, nicht oberhalb.

Die eigentümliche Reaktion unterscheidet sich sowohl durch ihre Schnelligkeit als auch durch ihre lokale Begrenztheit von den gewöhnlichen, bei Fischen sehr verbreiteten Pigmentreaktionen. Sie ist auch insofern bemerkenswert, als sie nicht durch die Farbe des Untergrundes bedingt ist. Übrigens kann bei dieser lokalisierten Schwarzweißreaktion auch kaum von einer sympathischen Farbenänderung die Rede sein. Welche Bedeutung sie besitzt, ist mir unklar.

Die Präzision, mit der das Feld, das man mit einem gewissen Recht als ein besonderes Organ bezeichnen könnte, auf Licht reagiert, macht den Fisch sehr geeignet zu physiologischen Versuchen mannigfacher Art. Es wäre zunächst genauer festzustellen, welche Strahlengattungen wirksam sind, ob auch andere Reize als Licht, z. B. elektrische Reizung, die Reaktion auslösen, vor allem wie der Lichtreiz perzipiert wird, ob die Reaktion von den Augen abhängt u. s. w. Auch als Reagens auf die Wirkung von Giften, Narkoticis etc. wäre die Reaktion geeignet. Einiges wenige, aber sehr fragmentarische, habe ich mitgeteilt, doch bedarf die ganze Frage durchaus einer sachkundigen Prüfung von tierphysiologischer Seite. Erwähnen muss ich aber, dass mir nach Erfahrungen an einigen in Aquarien gehaltenen weiteren *Haplochilus*-Arten die Reaktion nicht überall gleichartig zu sein scheint, und vor allem auch augenscheinlich durch die sehr schlechten Lichtverhältnisse, unter denen diese tropischen Fische in unseren Aquarien leben, ungünstig beeinflusst wird.

Über die javanische Myrmecodia und die Beziehung zu ihren Ameisen.

Von H. Miehe.

Dass es in den Tropen eine ganze Anzahl von Pflanzen gibt, welche regelmäßig von Ameisen besetzt sind, ist eine nicht zu bezweifelnde Tatsache und es steht nichts im Wege, diese Gewächse als Ameisenpflanzen zu bezeichnen. Auch das ist gar nicht zweifel-

haft, dass bei einem solchen Zusammenleben gewisse wechselseitige Beziehungen bestehen müssen. Ob diese aber über das Maß der allgemein in der Organismenwelt herrschenden Zusammenhänge hinausgehen, so dass sie sich sogar in besonderen Organisationsmerkmalen kundtun, das ist eine Frage, an die man früher viel zuversichtlicher herantrat als heute. Wenn wir ganz von der misslichen phylogenetischen Seite absehen, so ist auch die gegenwärtige Bedeutung der Vereinigung nicht leicht aufzuklären, da es bei den üblichen Kulturversuchen nur schwer gelingen möchte, das feine Netz der näheren und ferneren Beziehungen klar zu durchschauen, in welches das an sich komplizierte Doppelsystem eingesponnen ist.

Das Problem der Myrmekophilie befindet sich also in einer für den Angriff wie für die Verteidigung gleich schwierigen Stellung. Um so mehr sollte man, wie ich glaube, trachten, sich ihm ohne vorgefasste Meinungen zu nähern und ohne Rücksicht auf Theorien das zu untersuchen und zu beobachten, was diese außerordentlich interessanten Pflanzen dem Forschertrieb darbieten.

Ich hatte in Java Gelegenheit, mich mit den merkwürdigen Myrmekodien zu beschäftigen und möchte hier, da ich wohl ein Interesse für diese oft beschriebenen und diskutierten Pflanzen voraussetzen kann, einen kurzen Bericht über meine Beobachtungen geben[1]).

Myrmecodia tuberosa besitzt bekanntlich eine große, aus dem Hypokotyl hervorgegangene Stammknolle, welche von einem labyrinthischen System von spalten- oder gangartigen, teils kommunizierenden, teils blind endigenden Hohlräumen durchsetzt ist. Dies Höhlensystem mündet mit einer oder mehreren großen Öffnungen, die basal gelegen sind, nach außen; außerdem findet sich noch eine große Zahl kleiner und kleinster Öffnungen, welche über die stachelige Oberfläche der Knolle zerstreut sind. Die Pflanze klammert sich mit ihren Wurzeln seitlich an Baumstämmen oder auf den Ästen fest; sehr häufig hängen auch ältere und schwerere Exemplare unter den Ästen. Im Innern der Höhlungen hausen zahlreiche Ameisen (*Iridomyrmex Myrmecodiae*), die für gewöhnlich (wenigstens tagsüber) sich verborgen halten, alsbald aber in dichten Schwärmen hervorbrechen, wenn man an die Knollen klopft. Sie sind nicht als bissig zu bezeichnen, auch sind sie nicht kriegerisch. Denn sie unterlagen fast stets den gewöhnlichen schwarzen Ameisen des Buitenzorger Gartens, wenn Myrmecodien dort angesiedelt wurden.

Die Entstehung des Labyrinths wurde von Beccari ursprünglich der Tätigkeit der Ameisen zugeschrieben. Nachdem dann aber Forbes und Treub gezeigt hatten, dass Sämlinge ein typisches

1) Eine ausführliche Darstellung habe ich in meinen „Javanischen Studien" mitgeteilt (Abhandl. d. Math. Phys. Kl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., Bd. XXXII, Nr. 4, 1911).

Höhlensystem auch bei Abschluss gegen die Ameisen entwickelten, konnte es sich weiterhin nur noch um die Frage handeln, welche Rolle das eigenartige Höhlensystem im Leben der Pflanze spielt. Diese Frage ist nun gleich mit allen den Schwierigkeiten belastet, welche allen Fragen nach dem Zweck pflanzlicher Organisationen anhaften. Es gibt jedoch an einzelnen Stellen der Höhlengänge kleine Organe, welche einen Anhalt gewähren. Ein Teil der mit einer Korktapete bekleideten Wände nämlich ist mit kleinen Warzen besetzt, die durchaus in ihrem Aussehen den Lentizellen ähneln. Treub, dem wir eine genaue anatomische Untersuchung der *Myrmecodia* verdanken, hält sie in der Tat für Lentizellen und fasst demgemäß das ganze Höhlensystem als eine riesige Durchlüftungseinrichtung auf. Abgesehen davon, dass die Warzenzellen interzellularenfrei sind, also sich dadurch wesentlich von den Zellen der Lentizellen unterscheiden, ist auch Treub den Beweis für seine Ansicht schuldig geblieben. Bald machte denn auch Karsten auf eine andere Möglichkeit aufmerksam, ohne sie jedoch einwandfrei zu beweisen. Er meint, dass die Warzen Wasser absorbieren könnten und dass auf diese Weise das Transpirationswasser von der *Myrmecodia* im Innern der Knolle wieder aufgenommen würde, wenn Temperaturschwankungen einträten. Er fasst also die Organisation der Knolle als raffinierte wasserökonomische Einrichtung auf; doch ist die Bedeutung, die einem solchen lokalen, auf Verdunstung, Kondensation, Absorption beruhenden toten Wirbel zugeschrieben wird, nicht recht überzeugend. Es ließ sich nun leicht nachweisen, dass die Warzen in der Tat Absorptionsorgane sind, dass also die angeblichen Lentizellen vielmehr als Haustorien bezeichnet werden müssen. Mit ihrer Hilfe vermögen diejenigen Wandpartien des Labyrinths, welche mit ihnen besetzt sind, rasch und ausgiebig Wasser aufzusaugen, während die Wände, deren Korktapete nicht von Haustorien durchbrochen ist, dazu nicht imstande sind. Diese experimentell ermittelte Tatsache verleiht der Beobachtung, dass sich nach dem Regen Wasser im Labyrinth befindet, eine erhöhte Bedeutung. Da die größeren Öffnungen bei Exemplaren, die in aufrechter Lage sind, nach unten münden, tritt das Regenwasser durch die kleineren Öffnungen und Poren ein, die über die Oberfläche der Knolle zerstreut sind, was auch durch einen Versuch bestätigt wurde. Sind die Pflanzen seitlich angeheftet oder hängen sie gar unter den Ästen, so können auch die großen Löcher dem Wasser Einlass gewähren. In allen Fällen verbreitet es sich durch das Labyrinth und kann an den mit Haustorien versehenen Wänden aufgesogen werden. Wir sind also berechtigt, die Knolle als ein wasserabsorbierendes Organ zu bezeichnen, und da ihr Gewebe außerdem sehr saftig ist, würde auch zweifellos daneben eine wasserspeichernde Funktion anzu-

nehmen sein. Unsere Beobachtungen stehen durchaus im Einklang mit der durch Rettig festgestellten Tatsache, dass sich Myrmecodien lange Zeit dadurch mit Wasser versorgen lassen, dass man es in die Knolle gießt.

Nun kommt aber noch etwas sehr Merkwürdiges hinzu. Schon äußerlich sehen die Höhlenwände sehr verschieden aus. Ein Teil ist glatt, hellbraun und ohne Warzen, der andere warzige hingegen ist stets dunkelbraun, mit rußartigem Anflug. Als Ursache dieser schwärzlichen Färbung entdeckte ich einen Pilz, welcher die warzigen Höhlenwände in Form dichter Rasen oder mehr unregelmäßiger Krusten überzieht. Er ist streng auf die warzigen Wände beschränkt, greift nie auf die glatten über. Die zunächst liegende Vermutung, dass es sich hier um einen neuen Fall von Pilzzucht handle, habe ich schließlich als unwahrscheinlich abgelehnt, trotzdem ich feststellte, dass dieser Rasen von den Ameisen abgebissen wird und dadurch stellenweise wie geschoren aussieht. Ich halte vielmehr den Pilz für ein Unkraut, das von den Ameisen kurz gehalten wird, aus Reinlichkeitsgründen oder weil es zu einem Verkehrshindernis werden könnte. Einerlei, welche Bedeutung der Pilz hat, so ist sein Vorkommen und sein üppiges Wachstum ein Anzeichen für einen meiner Auffassung nach äußerst wichtigen neuen Umstand. Wie ich nämlich im einzelnen in meiner ausführlichen Abhandlung begründet habe, deponieren die Ameisen an den warzigen Höhlenwänden ihre Exkremente und sie sind es, auf denen der Pilz wächst. Damit steht eine weitere sehr eigentümliche Gewohnheit der Ameisen in Zusammenhang. Sie legen nämlich ihre Puppen niemals auf den warzigen Wänden ab, sondern stets in den glatten, hellbraunen; mit anderen Worten, sie benutzen die glatten warzenfreien Kammern als Brutstätten und die übrigen Wände als Ablagerungsort für ihren Kot. Das ist nicht ohne Analogie. Wie nämlich v. Ihering angibt, macht es die Königin in den Cecropien ähnlich. Hier befindet sich nämlich der Abtritt an der Decke des aus dem hohlen Internodium gebildeten Raumes, also ebenfalls an einer Stelle, die für die Lagerung der Eier und der Brut nicht in Betracht kommt.

Durch den Nachweis, dass die Ameisen ihren Kot im Innern der Knolle deponieren, ist eine Beziehung zwischen der Pflanze und ihren Bewohnern festgestellt, die für die Lebenslage der ersteren von Bedeutung sein muss. Die in dem Kot enthaltenen Elemente Stickstoff, Phosphor, Schwefel etc. müssen für den großen Epiphyten eine Nährsalzquelle darstellen, die von um so größerer Bedeutung ist, als er ohne humöse Ablagerungen gewöhnlich direkt an den nackten Ästen befestigt ist. In welcher Form er sich diese Stoffe zunutze macht, ist zunächst unentschieden, doch ist es wahrscheinlich, dass er sie nach erfolgter Mineralisierung aufnimmt. In der Tat ließ sich nachweisen, dass auf den schwarzen Wänden

Nitrate vorkommen und dementsprechend Nitrifikation stattfindet, während die glatten ungedüngten Wände weder das eine noch das andere erkennen ließen.

Wenn wir kurz zusammenfassen, so ist also die Sachlage die, dass die Ameisen ihren Kot innerhalb der Knolle gerade an den Stellen ablegen, wo die Pflanze besondere absorbierende Organe besitzt[2]). Wie soll man nun diese Verhältnisse deuten? Ist die eigentümliche Organisation der Knolle gar auf diesen Zweck berechnet, soll das Labyrinth ein Ameisenwohnraum sein, der den Dünger sichern soll, oder sind diese Beziehungen nur abgeleiteter Art, ist also die Organisation der Knolle ursprünglich nur auf Wasserabsorption und auf weiter nichts zugeschnitten? Wir stehen hier auf dem misslichen Terrain, von dem ich oben sprach. Ich habe mich auf Grund verschiedener Überlegungen für das letztere ausgesprochen, ich kann aber ohne weiteres zugeben, dass auch diejenigen, welche im Sinne der orthodoxen Myrmekophilie an der Existenz organisatorischer Anpassungen bei Ameisenpflanzen festhalten möchten, dies auf Grund des vorliegenden Tatbestandes zu tun berechtigt sind. Für die Auffassung der gegenwärtig herrschenden Beziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen ist die Entscheidung weniger wichtig. Sicher ist es, dass die *Myrmecodia* von ihren Ameisen gedüngt wird und dass diese Düngung für einen Epiphyten von den Dimensionen und der Lebensweise einer *Myrmecodia* von einem bedeutenden Vorteil ist, wird derjenige gern einräumen, der sich einmal in die Ernährungsphysiologie der Epiphyten vertieft hat[3]). Ob dieser Düngerzuschuss unbedingt notwendig ist und bis zu welchem Grade, werden Kulturversuche lehren können, die aber, das sei betont, darüber zunächst noch nichts aussagen, welchen Wert er für die natürlichen Verhältniss des Standortes hat[4]). Ich möchte annehmen, dass die Myrmecodien geradezu abhängig geworden sind von ihren Ameisen, trotz einiger scheinbar widersprechender Angaben von Treub. Da die Ameisen Fremdkörper, die man auf die Knolle bringt, mit großem Eifer fortschleppen und in die Tiefe fallen lassen und außerdem die Pflanzen augenscheinlich gar nicht von Schädlingen zu leiden haben, ist auch eine Schutzfunktion nicht undenkbar.

Ob auch die Ameisen eng an die *Myrmecodia* gefesselt sind, ist eine neue Frage, die wir den Zoologen überlassen müssen. So-

2) Deren Anlage aber, wie nebenbei bemerkt sein möge, ganz unabhängig von den Ameisen und mithin von ihren Exkrementen in durchaus typischer Weise erfolgen kann.

3) Vgl. dazu die dritte in meinen oben zitierten Javanischen Studien enthaltene Mitteilung „Über die mikrobiologischen Vorgänge im Humus einiger humussammelnder Epiphyten."

4) Ich möchte hier auf die analogen Fragen bei den fleischfressenden Pflanzen hinweisen.

weit ich sehen konnte, fressen sie nichts, was von der Pflanze stammt, ich bin überhaupt im unklaren, wovon sie sich nähren. Sehr wahrscheinlich sind es nächtliche Tiere ebenso wie die Ameisen in *Endospermum formicarum*. Erwähnenswert ist noch, dass ich an einem Standort sämtliche Exemplare von einer anderen viel größeren Ameisenart besetzt fand (*Camponotus maculatus*). Ich glaube aber vorläufig, dass es sich hier um eine Verdrängung der ursprünglichen Bewohnerschaft handelt. Dass diese Art (die nebenbei ebensowenig kriegerisch ist als die gewöhnliche) sich in der Knolle ebenso einrichtet wie *Iridomyrmex*, wäre nicht schwer zu erklären. Die gewöhnlichen schwarzen Ameisen des botanischen Gartens, welche, wie oben erwähnt, die Iridomyrmeken stets vertreiben (auch den *Camponotus*), benehmen sich insofern ganz anders, als sich ihr Leben und Treiben nicht auf die Knolle konzentriert, sie vielmehr jederzeit an Stämmen und Ästen herum- und in die Öffnungen der Knollen hinein- und hinauslaufen. *Iridomyrmex Myrmecodia* findet sich übrigens nach Dahl auch an anderen Lokalitäten, scheint also nicht bedingungslos an *Myrmecodia* gekettet zu sein. Zum Schluss sei noch erwähnt, dass sich *Hydnophytum montanum* wahrscheinlich ganz ähnlich der *Myrmecodia tuberosa* erhält. Auch hier wächst der Pilz in derselben Weise.

Was lehrt die Phylogenese der Gelenke für die Beurteilung des Kaugelenkes der Säugetiere?

Von **Wilh. Lubosch** in Jena.

Auf Grund eines Vortrages, gehalten auf dem 83. Kongress Deutscher Naturforscher und Ärzte am 25. September 1911.

M. H. Die eigentümlichen Verhältnisse, die im feineren Bau des Kiefergelenkes der Säugetiere obwalten, hatten es notwendig gemacht, die Beziehungen des feineren Baues der Gelenke zu ihren phyletischen Beziehungen überhaupt zu untersuchen. Die Ergebnisse dieser von mir angestellten vorbereitenden Untersuchungen habe ich im vorigen Jahre in einer Sonderdarstellung veröffentlicht [1]). Es ist notwendig, der Ergebnisse dieser Arbeit hier zu gedenken, da ihre Kenntnis durchaus notwendig ist zum Verständnis der Bedeutung des heute hier Vorzutragenden. Sie sollen daher ein-

1) Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke, eine morphologische und histogenetische Untersuchung, Jena, Gustav Fischer, 1910 In den folgenden Anmerkungen lediglich mit der Seitenzahl zitiert. Von sonstiger Literatur ist in dieser Darstellung abgesehen. Einzig der Erwähnung notwendig sind die drei Abhandlungen, die Gaupp jüngst zusammengefasst unter dem Titel „Beiträge zur Kenntnis des Unterkiefers der Wirbeltiere", Jena, Fischer, 1911, herausgegeben hat. Wo im folgenden auf diese wichtige Quellenschrift bezug genommen wird, geschieht es unter „Gaupp mit folgender Seitenziffer", die sich auf Bd. 39 des anatomischen Anzeigers beziehen.

leitungsweise, soweit sie dafür in Betracht kommen, zusammengefasst werden.

Indem ich mich zu dieser Schilderung als dem ersten Teil meines Vortrages wende, bemerke ich, dass wir zunächst den wichtigen Gegensatz ins Auge fassen wollen, der zwischen der embryonalen und phyletischen Genese eines Gelenkes besteht. Wenn man bisher von der „Entwickelung" eines Gelenkes sprach, so war damit ohne weiteres seine embryonale Entwickelung gemeint. Von dieser gilt als Norm, dass sie durch Spaltbildung innerhalb des embryonalen Bindegewebes entsteht. Die Aufzehrung dieses Gewebes lässt die Gelenkkapsel und die freien Gelenkenden entstehen. Durch ausgedehnte literarische Untersuchung habe ich festgestellt, dass dieser Modus der Gelenkentstehung nur auf Amnioten beschränkt ist und auch hier nicht allgemeine Gültigkeit besitzt, während bei den Anamniern die Gelenkentstehung von der bei Amnioten abweicht. Ferner aber hat sich gezeigt, dass in jedem Falle der Modus der embryonalen Gelenkbildung völlig beherrscht wird vom Zustande des ausgebildeten Gelenkes. Man hat sich zu erinnern, dass die Bildung der Skelettanlagen in den Extremitäten auf dem sogen. „Vorknorpelstadium" aus einem Guss erfolgt. Die Verknorpelung der einzelnen Skeletteile erfolgt dann diskret, während aus den Zwischenzonen die Gelenke entstehen. Diese Zwischenzonen können entweder vorknorpelig bleiben oder knorpelig werden, oder sie erreichen in ihrer histogenetischen Sonderung nicht einmal das Vorknorpelstadium und verharren im Zustande des Mesenchyms. So können Gelenke im Mesenchym (Amnioten, Rochen) entstehen, oder im Vorknorpel, oder auch im Knorpelgewebe (Amphibien, Fische). — Was nun aber im einzelnen geschieht, das hängt von zwei Umständen ab, nämlich

1. von dem Ausbildungsgrade des jeweiligen Gelenkes im ausgebildeten Tiere, derart, dass ein Gelenk embryonal desto früher und in desto unreiferem Material entsteht, je höher organisiert es ist. So entstehen z. B. gewisse hochorganisierte Gelenke der Rajiden innerhalb des Mesenchyms, während homologe, aber minder differenzierte Gelenke der Squaliden innerhalb des Vorknorpels oder Knorpels entstehen. Darum entstehen z. B. auch Hüft-, Schulter-, Ellbogen-, Knie- etc. Gelenk der Amnioten meist schon innerhalb mesenchymatöser Zwischenzonen;

2. von dem phyletischen Alter der jeweiligen Verbindung. So entstehen die distalen Extremitätengelenke der Amnioten noch innerhalb des Vorknorpels, weil sie überhaupt erst bei den Amphibien in Differenzierung eintreten.

Aus der Kombination dieser beiden Einflüsse ergibt sich die große Mannigfaltigkeit der Möglichkeiten embryonalen Geschehens, und es ist wohl möglich, aus embryonalen Beobachtungen Schlüsse

auf die Bedeutung der artikulierenden Skelettstücke zu ziehen, nicht aber auf den phyletischen Hergang bei der Ausbildung der Junktur. Das kann nur die stammesgeschichtliche Untersuchung.

Diese lehrt, dass die phyletische Ausbildung einer Verbindung sich durch Gliederung innerhalb primitiver knorpeliger Kontinuität vollzieht. Völlig ist diese nur erhalten in den Zehen- und Fingergliederungen von Perennibranchiaten. Sonst trifft man, bei Fischen und Amphibien (bei diesen gelegentlich noch im Ellbogengelenk und Kniegelenk) als Verbindungsgewebe meist vesikulöses Gewebe, Faserknorpel oder fibröse Massen. Die Prüfung und kritische Vergleichung zeigt, dass in den Junkturen der Faserknorpel phyletisch älter als das fibröse Gewebe, der Knorpel wiederum älter als der Faserknorpel und das vesikulöse Gewebe ist. Man kann zeigen, dass bei der Gelenkbildung zunächst innerhalb des Knorpels chemische Umwandlungen der Grundsubstanz eintreten, im Sinne einer verstärkten Acidophilie; innerhalb des acidophil veränderten Knorpels treten Fibrillen und Faserungen auf, innerhalb der Fasern Spalten; die Spalten fließen in mannigfacher Weise zusammen und unter Schwund der Fasermassen kommt es zu mehr oder weniger ausgedehnter Freilegung der Knorpeloberflächen.

Indem ich die verschiedenartigen Feststellungen hier übergehe, die sich über die Genese der Gelenkgewebe (Membrana synovialis, Plicae adiposae, Menisci, Labia glenoidalia) haben machen lassen[2]), sei für den hier verfolgten Zweck nur dreier Schlüsse gedacht, die sich aus der Untersuchung der Gelenkentstehung innerhalb des Wirbeltierstammes ergeben haben.

a) Soweit die Genese wirklich zurückverfolgt werden kann, liegt innerhalb der Extremitäten jeder Gelenkentwickelung ursprünglich eine knorpelige Kontinuität zugrunde; wo die Genese, wie in den meisten Fällen leider, nicht soweit rückwärts führt, lässt sich aus der Deutung der Tatsachen derselbe Schluss herleiten. Insbesondere fallen schwer ins Gewicht die noch vielfach bestehenden Andeutungen knorpeliger Kontinuität selbst bei großen Gelenken, auf die ich in meiner Abhandlung hingewiesen habe. Inwieweit die exakt nie zu beweisende phyletische Kontinuität des Knorpelgewebes unseren Vorstellungen annehmbar erscheint und mit welchem Rechte wir sie vertreten können, habe ich an der gleichen Stelle ausführlich begründet. Trotzdem bleibt es natürlich zweifelhaft, ob die Gelenkentstehung in der Kontinuität des Knorpelgewebes die einzige ist, die überhaupt vorkommt, oder ob zwischen zwei einander berührenden Skeletteilen Lockerungen des Gewebes zur Bildung einer Nearthrose führen können, worüber histogenetisch nichts bekannt ist. Wir werden später darauf zurückkommen.

2) p. 258—268.

b) Als zweite wichtige Erfahrung habe ich die gemacht, die ich als den „morphologischen Parallelismus der Synarthrosen und Diarthrosen" bezeichnen möchte. Diesem morphologischen Parallelismus entspricht eine physiologische Gleichwertigkeit beider Arten von Junkturen[3]). Urform und Ausgang aller Junkturen ist zwar stets eine Synarthrose, eine schmale, faserige Verbindungszone, die ihrerseits aus der Auflockerung des Knorpels hervorgegangen ist. Von jener Urform aus aber scheint die Natur zwei Wege einzuschlagen, auf deren jedem es zu brauchbaren Verbindungen kommt. Der eine Weg führt zu jener oben skizzierten Spalt- und Gelenkbildung. Auf dem anderen Wege ergreift dagegen die Faserbildung sofort breitere Nachbargebiete des Knorpels und es kommt zu einer breiten Verbindungszone, die eine nicht minder freie Beweglichkeit der Skelettelemente gestattet, als die diskontinuierliche Verbindung. Aus welchen Gründen die Natur homologe Junkturen bald als flächenläufige Gelenke, bald als freibewegliche Synarthrosen ausbildet, ist nicht ohne weiteres zu verstehen. Die mechanische äußere Veranlassung scheint dafür weniger maßgebend zu sein, als die innere Textur des jeweils beanspruchten Knorpelgewebes und seine spezifische Reaktionsfähigkeit. Beispiele für den Parallelismus habe ich mannigfach geschildert. So zeigen die Finger von *Siren lacertina*, *Cryptobranchus* und *Menopoma* Synarthrosen gegenüber den Gelenken anderer Amphibien; so divergieren die Achsenstrahlverbindungen von *Protopterus* und *Ceratodus* in dem gedachten Sinne, so treten auch die Schultergelenke von *Carcharius* und *Chimaera* mit ihren breiten Synarthrosen im Gegensatz zu den diskontinuierlichen homologen Junkturen bei den Haien sonst, den Rochenund Dipnoern.

c) Fragen wir dann drittens, welche Schlüsse die Histologie der Gelenke auf die phyletischen Beziehungen der Tiere zulässt, so ist zu antworten, dass wir nur in seltenen Fällen ein Gelenk als Fortentwickelung eines weniger entwickelten, also primitiveren, homologen ansehen dürfen. So ist es der Fall innerhalb der Dipnoer und teilweise der Amphibien. Aber wir können z. B. die Dipnoergelenke nicht von Selachiergelenken ableiten, Amphibiengelenke nicht von Dipnoergelenken, die Ganoidengelenke weder von Gelenken der Haie noch der Dipnoer; innerhalb der Ganoiden die Gelenke von *Amia* nicht von denen der übrigen Ganoiden u. s. f. In den allermeisten Fällen sind es stets Endformen, die entweder auf eine andere realisierte Form oder mit einer solchen auf einen unbekannten, gemeinsamen Ausgang hinweisen. In diesen peripherischen Divergenzen des Wirbeltierkörpers haben wir die Maßstäbe für die riesigen Abstände selbst nahe verwandt erscheinender Tierstämme vor uns.

3) U. a. p. 37 u. 327.

Treten wir nun mit diesen Erfahrungen an die Untersuchung einer historisch und funktionell so wichtigen Gelenkbildung, wie die des Squamosodentalgelenkes heran, so müssen uns zunächst die an ihm vorhandenen histologischen Merkmale eine Grundlage für unsere Auffassung seiner phyletischen Beziehungen liefern. Wir werden sodann, wenn wir das Squamosodentalgelenk mit dem Quadratoartikulargelenk vergleichen, von dieser Grundlage aus zur Beurteilung dieser Beziehungen vorgehen können. Wenden wir uns der Befruchtung der tatsächlichen Zustände zu, so finden wir innerhalb der Ordnungen der Säugetiere das Kiefergelenk in zwei wesentlich verschiedenen Formen auftreten; in jeder von ihnen kommen wieder zwei Modifikationen zustande, so dass im ganzen vier Zustände des feineren Baues zu unterscheiden sind. Der Hauptunterschied besteht darin, dass der Discus articularis in dem einen Falle fehlt, im anderen Falle vorhanden ist.

Das discuslose Gelenk findet sich bei Monotremen und Edentaten. In diesen Fällen haben die untersuchten Gelenke eine einheitliche Gelenkhöhle. Die Gelenkflächen des Schläfenbeins und Unterkiefers sind in der Tiefe von Knorpel gebildet. Über dem Knorpel liegt eine sehr dicke faserige Schwarte, meist bei makroskopischer Untersuchung leicht verschieblich und dem feineren Bau nach faserknorpelig beschaffen. In ihrer Dicke schwankt sie, ist aber fast stets um das Doppelte dicker als die darunter liegende Knorpelschicht. Einzelheiten des feineren Baues seien hier übergangen. Nur sei erwähnt, dass in die fibröse Überkleidung des Unterkieferkondylus sehnige Züge einstrahlen, die von der sich am Unterkiefer anheftenden Sehne des Musc. pterygoideus externus stammen. Diese Beziehungen der genannten Sehne zum Gelenk sind vorhanden bei folgenden (auf Schnitten untersuchten Formen): *Echidna*, *Tolypeutes tricinctus*, *Tatusia novemcinctus*, *Dasypus villosus*, *Tamandula tetradactyla*, *Orycteropus capensis*. Sie sind schwach ausgebildet bei *Ornithorrhynchus* und *Bradypus*. Sie fehlen scheinbar bei *Manis*. Seitliche Erhebungen der Gelenkwand in Gestalt von Plicae synoviales habe ich nur bei *Orycteropus* beobachtet, wo eine ringförmige Falte das Gelenk fast völlig in zwei Hälften teilt. Doch ergibt die Betrachtung der Serie von Durchschnitten, dass es niemals zur Verlötung dieser Falten zu einer Platte kommt. Kleinere Faltenbildungen kommen auch bei anderen Edentaten vor.

Eine besondere Stellung nimmt unter den discuslosen Gelenken dasjenige des Gürteltieres *Tatusia novemcinitus* (*T. peba* Rapp.) ein; hier besteht zwischen Squamosum und Condylus kein freies Gelenk, sondern eine kontinuierliche Verbindung durch Fasergewebe. Hierin könnte ja nur eine Steigerung des Verhaltens der übrigen Edentatengelenke erblickt werden, im Sinne einer starken Entfaltung der fibrösen Überkleidungen, die man sich dann als miteinander

obliterierend vorzustellen hätte. Doch scheint auch eine andere Auffassung, die später geltend gemacht werden soll, Berechtigung zu besitzen. Sehr wichtig ist es in dieser Hinsicht, dass hier die Verhältnisse der Cetaceen anzuschließen sind, bei denen nach übereinstimmenden Zeugnissen von Everard Home, Carus, Rapp, Brandt, Camper und Gerstäcker kein offenes Kiefergelenk vorhanden ist, sondern eine kontinuierliche Verbindung, also wie bei *Tatusia*.

Alle übrigen Säugetiere stehen mit ihrem Squamosodentalgelenk im Gegensatz zu dem bisher charakterisierten. Stets ist ein Doppelgelenk vorhanden, entstanden durch Differenzierung eines Discus articularis. Nur bei einigen Carnivoren und z. B. *Didelphys* fehlt wegen des vorzugsweise als Charnier gebrauchten Gelenkes der Discus; er ist dann äußerst zart und mit dem Gewebe des Condylus verlötet, aber doch stets deutlich differenziert.

Folgendes sind nun die Merkmale des Discus articularis. Zunächst ist er niemals durchbohrt, stellt also eine vollständige Scheidewand durch das Gelenk dar. Er stellt dadurch einen Gegensatz dar z. B. zu den halbmondförmigen „Menisci“ — z. B. des Kniegelenkes. Sodann ist er stets ein Bestandteil des Condylus, zu dem er sich enger zugehörig erweist als zum Schläfenbein. Er umfasst stets den Condylus enge, und die Höhle zwischen ihm und dem Schläfenbein ist stets größer, als die zwischen Discus und Condylus. Histologisch herrscht in ihm vielfach das Knorpelgewebe vor; doch besteht das Wesentliche seines Baues darin, dass er sich histologisch dem Bau der beiden Gelenkkomponenten anschließt. Sind diese vorwiegend knorpelig, so ist es auch der Discus. Sind sie mehr faserig, so herrschen auch im Discus die Fasern vor. Beziehungen der Sehne des M. pteryg. externus zum Discus sind stets vorhanden. Bei keinem der makroskopisch präparierten Gelenke sind sie vermisst worden. Gewöhnlich ist es die mediale vordere Ecke des Discus, in den das Sehnenbündel des Muskels eindringt. Hinsichtlich der Gestalt des Discus ist zu erwähnen, dass er, bald platt, bald dick, in jedem Falle die Kongruenz der knöchernen Wandungen herstellt: er ist nicht nur eine transportable Pfanne für den Condylus, sondern auch für die Konvexität des Schläfenbeins.

Die Gelenkflächen des Schläfenbeins und des Unterkiefers sind bei den übrigen Säugetieren sehr einförmig gebaut. Stets sind sie mit einer fibrösen Oberfläche versehen, die im ganzen viel feiner ist als bei den Monotremen und Edentaten. Die Vorstellung, dass die fibröse Überkleidung des Condylus dieser Formen unter Einfluss des Zuges des M. pteryg. externus sich zum Discus gesondert habe, erklärt den Schwund des fibrösen Gewebes, weil dies eben in die Bildung des Discus aufgegangen ist. Gleichwohl ist die ge-

ringere Ausbildung des Gewebes auf dem Squamosum dadurch nicht mit erklärt und muss auf andere Ursachen zurückgeführt werden.

Unter dieser fibrösen Überkleidung liegt stets Knorpel auf beiden Gelenkflächen. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass nicht nur im Schläfenbein Knorpel vorhanden ist, sondern dass auch im großen Keilbeinflügel (Didelphys) und im Jochbein (Hyrax), sobald diese Knochen die Gelenkflächen bilden helfen, Knorpel auftritt. Von der hier gegebenen Darstellung weichen nur einige (ob alle? vermag ich heute noch nicht zu sagen) Insectivoren und Chiropteren ab. Bei ihnen nämlich ist Condylus und Squamosum völlig frei von fibröser Überkleidung. Hier liegen rein hyaline Gelenkflächen vor, mit allen uns von anderen Körpergelenken her bekannten Eigentümlichkeiten; und nur der hier knorpelige (Vespertilio, Sorex) Discus articularis erinnert an die Ausnahmestellung des ganzen Gelenkes.

Soweit die tatsächlichen Befunde der Untersuchung des Kiefergelenks der Säugetiere, die zwar in einigen Punkten noch der Vervollständigung bedürfen, im ganzen aber als abgeschlossen betrachtet werden können. Für ihre Beurteilung kommt die Beschaffenheit des Quadratoartikulargelenkes der Nichtsäuger in Betracht. Dies Gelenk besitzt gegenüber dem Squamosodentalgelenk zwei Eigentümlichkeiten: 1. Es mangelt ihm jegliche Discusbildung; eine mit der Sehne des Pterygoideus externus verbundene Zwischenscheibe kommt in diesem Gelenke nie vor. 2. Die Gelenkflächen sind an ihrer Oberfläche niemals faserig differenziert, vielmehr stets nach Art aller übrigen größeren Körpergelenke mit hyaliner Oberfläche versehen, deren Struktur übereinstimmt mit dem, was man vom Bau der Gelenkflächen im allgemeinen kennt. Besonders auffällig ist dieser Befund bei Amphibien und Reptilien ja nicht: wohl aber bei Vögeln, weil bei ihnen die Tendenz zur Faserbildung in den übrigen Körpergelenken sehr stark ist. Gerade mit Rücksicht hierauf ist es nötig, einem Einwande entgegenzutreten, der die Brauchbarkeit des hier durchgeführten Vergleichsmaterials bezweifelt. Wenn nämlich, so könnte man einwenden, z. B. das Schultergelenk der Vögel eine dicke Faserschicht auf der Gelenkfläche des Schulterblattes trägt, so wird doch schwerlich jemand deshalb leugnen, dass die Schultergelenke der Säugetiere und Vögel homologe Bildungen sind. Warum soll nun gerade infolge der dort bestehenden, hier fehlenden fibrösen Überkleidung das Kiefergelenk der Säuger dem der Vögel nicht homolog sein? Dieser Einwand wäre zweifellos berechtigt, wenn nicht — abgesehen von dem Discus articularis! — die Faserbildung in den Gelenken der Vögel und speziell die im Schultergelenk als eine sekundäre, allmählich entstandene nachgewiesen werden könnte[4]).

4) p. 273ff.

Wir kennen die Ausgangsformen einer hyalinen Gelenkfläche bei Reptilien und wissen, wie die Faserbildung hier nur angedeutet ist, die bei den Vögeln dann zu so starker Entfaltung gelangt. Zweitens aber kennen wir zum Teil die Ursachen der Faserbildung in den Vogelgelenken. Hier nämlich scheint die Druckfestigkeit der Gelenke durch eine starke Fettinfiltration der Knorpelzellen unterhalten zu werden, deren Turgor die Intercellularsubstanz von einem Teil ihrer Widerstandsfähigkeit entlastet. Unter dem Einfluss dieser Arbeitsteilung tritt in der Intercellularsubstanz die an sich vorhandene Fibrillierung stärker hervor. Die Gelenkknorpel der Vögel, in höchster Ausbildung im Schultergelenk, stellen morphologisch Übergänge dar zu den synovialen Fettpolstern, die mechanisch wirksame auf phyletischem Wege umgestaltete Gelenkknorpelzonen sind. So sind die Faserbildungen in Vogelgelenken aus Rückbildungen zu erklären, nicht aber etwa aus Rückbildung des Gelenks als solchem, weil es weniger benützt würde, sondern aus Rückbildung der Intercellularsubstanz infolge veränderter Tätigkeit der Zellen. Dabei kann die Leistung des Gelenkes sogar wachsen (Schultergelenk der Vögel), obwohl es unwahrscheinlich ist, dass die größere Funktion des Gelenkes diese Veränderung seines feineren Baues von Anfang an beeinflusse. Denn auch in den Kniegelenken und Zehengelenken der Vögel ist der Knorpel gefasert und keiner wird behaupten, dass das Kniegelenk eines Huhnes so sehr wesentlich anders beansprucht werde als das eines Alligators. Wenn aber die ersten Anlässe für diese Sonderentwickelung der Vogelgelenke im Dunkeln liegen und wir nur ihre Anfänge bei Reptilien beobachten können: so ist damit nicht gesagt, dass nicht Steigerung der Funktion, wie z. B. der Flug, und die aufrechte Haltung nunmehr auch die Faserbildung steigern, weil die Zellen durch immer stärkeren Turgor den gesteigerten mechanischen Leistungen zu genügen haben und demzufolge wieder nur immer stärkere Zerklüftung der Grundsubstanz verursachen. Tatsache ist, dass der topographisch als Gelenkknorpel zu bezeichnende Teil der Gelenke bei Vögeln, vielfach histologisch nicht mehr Knorpel ist, sondern Fasergewebe mit eingelagerten, turgierenden Fettknorpelzellen. Die bei Säugetieren selbst in den kleinsten Gelenken existierenden, bei den Vögeln aber fehlenden Plicae adiposae scheinen bei der anderen Warmblüterklasse durch diffuse Verfettung der Knorpelzellen überhaupt ersetzt zu werden, worauf die Faserbildung der Intercellularsubstanz die Reaktion darstellt.

Dass auf der anderen Seite dann auch Rückbildungen des Gelenkes im ganzen bei verminderter Funktion die Faserbildung verstärken können, zeigen die Schultergelenke der Schwimmvögel und die Gelenke an rudimentären Zehen.

So ist also die Faserbildung des Vogelgelenkes in zwiefacher Hinsicht als eine sekundäre gekennzeichnet, während wir im Kiefergelenk der Säugetiere weder den Anschluss an eine weniger fibrillierte Ahnenform des Gelenkes kennen, noch auch Gründe, wie bei den Vögeln für das Auftreten der Fasern anzugeben vermögen.

Man hat nun noch in anderer Weise versucht, den Wert des feineren Baues des Säugerkaugelenkes für phylogenetische Betrachtungen abzuschwächen, indem man gemeint hat, jene Fälle, wie ich sie für die Monotremen und Edentaten bekannt gegeben habe, beruhten auf der Rückbildung des Gelenkes infolge verminderter Kautätigkeit. Wir können zur Beurteilung des Wertes solcher Annahme die Frage sofort verallgemeinern und zusehen, ob denn überhaupt ein gröberer Zusammenhang zwischen der „Kautätigkeit“ und dem Gelenkbau besteht. Wir können dies entschieden verneinen, vielmehr behaupten, dass physiologische und morphologische Differenzierungen wie in so vielen Fällen auch hier keineswegs Hand

in Hand gehen. Es gibt morphologische Differenzierungen, die durch das Material, an dem sie sich abspielen, bestimmt sind, oder allgemeiner: durch die Gesetzmäßigkeit des Organismus, in dem sie ablaufen, nicht aber durch die spezielle Leistung des Organes, der sie dienen und durch die sie in ihren Einzelheiten wohl beeinflusst werden [5]).

Im Falle des Squamosodentalgelenkes ist der Bau und das Material in erster Linie ein Produkt der Phylogenese des Säugetierstammes und der Organisation des Säugetieres, erst in zweiter Linie ein Produkt der Kaufunktion. Wir können nicht sagen, warum *Petaurus* und *Sorex*, *Vespertilio* und *Pseudochirus*, *Dasypus* und *Sus scrofa*, *Phascolomys* und *Mus*, warum diese Paare bei ziemlich ähnlichem Kauakt so verschieden gebaute Kaugelenke haben. Zudem ist die Intensität des Kauaktes durchaus kein wissenschaftlich brauchbarer Begriff, denn es handelt sich nie um die absolute Intensität, sondern um die relative. Es kommt nicht darauf an, ob ein Tiger einen Menschen zerreisst oder ein Wiesel ein Huhn oder ein Hamster oder eine *Echidna* die ihnen gemäße Nahrung fressen Jedes Tier muss sich ernähren und in der Ökonomie des ganzen Körpers wird daher jedes Kaugelenk schlechtweg „vollkommen" sein, d. h. seinem Besitzer den Erwerb der ihm nötigen Nahrung aufs Vollkommenste sichern. Wenn wir also schon im allgemeinen nicht zugeben können, dass die Kenntnis der Kautätigkeit an sich und wäre sie uns bis in den feinsten Mechanismus hinein bekannt, uns erklären könne, warum in dem einen Falle eine fibröse, im anderen knorpelige Beschaffenheit des Discus articularis vorkomme — ja warum überhaupt ein Tier ohne (*Dasypus*), das andere (*Sus*) mit einem Discus kauen müsse, so können wir um so weniger zugeben, dass „verminderte" Kautätigkeit an der eigentümlichen Struktur der Monotremen-, Edentaten- und Cetaceengelenke schuld sei, oder schlechtweg, dass die Kaugelenke dieser Tiere, als rückgebildete Gelenke ohne jeden morphologischen Wert seien.

Wegen der großen Wichtigkeit dieser Frage ist es nötig, noch besonders darauf einzugehen. Dass vor allem der Begriff „verminderte" Kautätigkeit wissenschaftlich ungenügend ist, ist soeben bemerkt worden. Aber gesetzt den Fall, es sei hier eine verminderte Leistung gegenüber stärker bezahnten Ahnenformen vorhanden, so wäre — z. B. *Echidna* als Paradigma genommen — dies nicht der einzige Fall von Verlust des Gebisses. Wie sich *Echidna*, *Manis*, *Myrmecophaga* zu ihren bezahnten Ahnen verhalten, so verhalten sich ja die Schildkröten zu älteren Stammreptilien, die Vögel überhaupt zu den zahntragenden Flugreptilien. Wenn „fibröse Entartung" des Kaugelenks

5) Vor allem p. 52—55.

stets als Folge von Zahnrückbildung eintreten muss, so müsste sie in all diesen Fällen eintreten. Tritt sie nicht überall ein, so folgt, dass entweder keine Rückbildungen vorliegen oder die Ausgänge für den Rückbildungsprozess in verschiedenem Material gegeben waren. Auf jeden Fall würde dann hier abermals die Struktur neben der Funktion eine morphologische Sonderstellung einnehmen.

Aber noch aus zwei anderen Gründen ist die Annahme falsch, dass die discuslosen Gelenke, insbesondere die Syndesmosen von *Tatusia* und die der Cetaceen „rückgebildete" Gelenke seien. Zunächst ist es völlig unbekannt, wie sich auf physiologischem Wege die „Rückbildung" eines Gelenkes während der Stammesgeschichte abspielt. Bei den Zehen und Fingern einiger Perennibranchier weiss man bekanntlich nicht, ob sie nicht durch sekundäre Degeneration wieder primitiv geworden, oder überhaupt noch primitiv sind. Es scheint, als ob durch Nichtgebrauch eines Gelenkes die Gliederung bei den Nachkommen mehr und mehr unterdrückt werde und dass allmählich wieder der Ausgang, nämlich ein ungegliedertes Skelettstück, erreicht werde. Es kommt vor, dass ein phyletisch verloren gegangenes Gelenk, z. B. das Tarsotibial und Tarsometatarsalgelenk des Huhnes, ontogenetisch angelegt wird, aber weiterhin in der Ontogenese völlig verschwindet. So scheint es, dass durch Inaktivität eines Gelenkes keine fibröse Verbindung, sondern eine Koaleszenz der Skelettelemente entsteht, vergleichbar der vielfach eintretenden Koaleszenz von Hand- und Fußwurzelknochen. Dafür spricht nun auch die einzige mir in der Literatur bekannt gewordene Beschreibung von phyletischer Rückbildung eines Gelenkes. Es betrifft das Hüftgelenk der Wale, bei denen in einer größeren Anzahl als normale Zustände gefunden wurden: Ausfüllung des Acetabulums, Subluxation des Kopfes, Ankylose zwischen beiden Skelettelementen. In einem Falle wurde am Kniegelenk und im Hüftgelenk auch gefunden, dass die Synovialhaut den Gelenkknorpel überwachsen hatte.

Wenn somit auch diese Erfahrungen nicht zugunsten der erwähnten Annahme einer Rückbildung sprechen, so spricht nunmehr schließlich entschieden dagegen die Tatsache, dass Gelenke, den angeblich rückgebildeten von *Echidna*, *Manis* und *Myrmecophaga* vollkommen entsprechend, auch von kräftigen Kauern benutzt werden, so von *Ornithorhynchus*, *Dasypus*, *Bradypus*.

Es lässt sich ja nicht leugnen, dass gerade in dem Vorkommen des discuslosen Gelenkes und der Syndesmosen bei denjenigen Tieren, die durch eigentümliche Bezahnung Monotremen Edentaten, Cetaceen, hervorragen, etwas zu jener Deutung Verlockendes liegt. Aber man darf nicht vergessen, dass eben diese Säugetierordnungen zugleich auch der geheimnisvollen Wurzel des Wirbeltierstammes sehr nahe stehen, so dass die Deutung der Befunde als Zeug-

nisse primitiver Gliederung nicht minder berechtigt ist, als jene andere.

Wir stellen uns somit auf den Boden dieser Deutung und gehen nun dazu über, zu prüfen, ob die Quadratoarticulargelenke gestatten, sie als Ausgänge für die Differenzierung des Säugetierkaugelenkes zu betrachten. Sehen wir sonst bei den Extremitäten erwiesen homologe Gelenke sehr verschieden gebaut, so entnehmen wir aus diesem Befunde einen Anhalt zur Bestimmung der größeren oder geringeren Weitläufigkeit der Verwandtschaft. So gestattet z. B. das Schultergelenk der Dypnoer, Crossopterygier und Amphibien den Schluss, dass diese Formen als verwandte Stämme von einer gemeinsamen, schon im Silur vorhandenen Ausgangsform hergeleitet werden müssen und die Weitläufigkeit dieser Verwandtschaft widerspricht unseren Anschauungen von der Organisation und dem paläontologischen Vorkommen in keiner Weise. Hier, beim Kaugelenke, liegen die Aufgaben anders; hier sollen wir aus den vorhandenen Divergenzen und den im großen und ganzen gesicherten verwandtschaftlichen Verhältnissen schließen, ob Quadratoarticular- und Squamosodentalgelenk homologe Gelenke seien oder nicht. Wir dürfen dabei nicht erwarten, dass ein im phyletischen Sinne immerhin so untergeordnetes Merkmal, wie die feinere Histologie der Gelenke an sich eine Entscheidung bringen könnte. Als Auxiliarmittel indes liefert sie doch sehr wertvolle Hinweise. Wir können mit ziemlicher Sicherheit behaupten, dass unter den Vorfahren der Säugetiere keine Wesen gelebt haben, deren Kaugelenk gebaut war wie heute das der Amphibien, Reptilien und Vögel. Denn wir finden bei diesen Gelenkformen keinen Anhalt, von wo aus wir das Gelenk der Säugetiere uns entwickelt denken könnten. Dagegen schlösse unsere Erfahrung über die Phylogenese der Gelenke nicht aus, dass Ahnenformen der Säugetiere bei den Haien bestanden haben könnten; denn dort liegen im Quadratoarticulargelenke Sonderungszustände vor, von denen aus das Kaugelenk der Mammalia immerhin ableitbar wäre. Nur unter der Voraussetzung also, dass wir die Säugetiere unabhängig von den Amphibien, Stegocephalen und Sauropsiden auf einer Sonderbahn von selachierartigen Ahnen ableiteten, unter dieser Voraussetzung allein wäre die Histologie der Kaugelenke kein Hindernis für ihre Homologisierung. Dieser Voraussetzung widersprechen aber unsere sonstigen Erfahrungen von der Phylogenese der wichtigsten Organsysteme, widerspricht vor allem der Zusammengehörigkeit der Amnioten an der Wurzel, so dass hieraus die Sonderstellung des Kaugelenkes der Mammalia ohne weiteres folgt.

Unsere Untersuchungen führen uns also zur Bestätigung derjenigen Ansicht, die aus den embryologischen Tatsachen ohne weiteres

folgt. Denn mit Recht betont Gaupp[6]), dass eine „Frage" hier ja eigentlich gar nicht vorliege, wo wir ja die Tatsachen so deutlich sprechen sehen. In der Tat ist durch die seit einigen Jahren erneute literarische Kontroverse eigentlich mehr und mehr ein anderes Problem zutage getreten, an dessen Lösung die Morphologie des Wirbeltierkopfes wohl noch lange zu arbeiten haben wird. Es ist nicht die Frage, ob ein neues Kniegelenk entstanden ist, sondern wie es entstanden ist. Jene Frage ist auch nach den neuen beigebrachten Beobachtungen ohne weiteres zu bejahen; in der Beantwortung dieser Frage läge der eigentliche Fortschritt über das hinaus, was wir schon seit mehreren Jahrzehnten wissen. Dass in meinen Arbeiten über die Gelenkbildung im allgemeinen und besonderen Anhaltspunkte zur Lösung dieser Frage enthalten sind, ist nicht zu bezweifeln. Ob sie genügen, ist gegenwärtig noch unsicher, doch scheint es mir nicht verfrüht, das hierfür Wichtige an dieser Stelle zu erörtern.

Es gibt bisher nur eine Annahme über die Art der Neubildung des Squamosodentalgelenkes[7]). Sie geht von der Voraussetzung zweier unabhängig voneinander verlaufender Prozesse aus, die in ihrer Wirkung zusammentrafen, der Ausdehnung des Schädelraumes und der Neugliederung des Unterkiefers innerhalb seiner Belegknochen. Dadurch sei Squamosum und Dentale in Berührung geraten, und zwischen beiden Knochen habe sich eine Anlagerung vollzogen. Innerhalb des fibrösen Gewebes zwischen den aneinandergelagerten Knochen sei es zur Bildung eines Schleimbeutels gekommen. In den periostalen Überkleidungen der verbundenen Knochen sei sekundär Knorpel aufgetreten. Die Muskelwirkung, die zur Neugliederung des Kiefers geführt habe, habe auch weiterhin die Loslösung des fibrösen Condylusüberzuges und seine Ausgestaltung zum Discus articularis herbeigeführt.

Ich selbst habe beim Beginn meiner Untersuchungen auf dem Boden dieser Annahme gestanden. Ich halte sie im mechanischen Sinne auch heute noch für wohlbegründet und unanfechtbar. Wenn ich in einem Punkte zu anderer Anschauung gelangt bin, ist es infolge zweier Ergebnisse meiner eigenen Arbeiten geschehen. Erstens ist es die in den Extremitätengelenken so klar hervortretende Kontinuität des Knorpelgewebes, die zum mindesten dazu veranlassen muss, nachzuforschen, ob bei dem im soeben erwähnten Sinne erfolgten Angliederungsprozess nicht auf irgendeinem nachweisbaren Wege hyaliner Knorpel in Mitleidenschaft gezogen worden sei. Als Mutterboden für diesen Knorpel könnte einzig der Meckel'sche Knorpel in Betracht kommen. In gewissem

6) Gaupp, p. 609—611.
7) Gaupp, p. 635 und folgende Seiten.

Sinne hat Rabl solchem Gedanken bereits Ausdruck gegeben[8]), doch scheint mir diese Rabl'sche Deutung — lediglich wieder vom Standpunkt der Gelenkmorphologie — um deswillen unbefriedigend, weil sie mit bereits vorhandenen Gelenkflächen rechnet, nicht aber mit der notwendig zu fordernden Neugliederung des Knorpels.

Es ist nicht einzusehen, warum diese Neugliederung nicht innerhalb des Meckel'schen Knorpels erfolgt sein sollte. Innerhalb der Belegknochen des Unterkiefers ist der Meckel'sche Knorpel noch während des ganzen Lebens bei Amphibien und Reptilien[9]) zum Teil unverknöchert vorhanden, wird also auch bei den Ahnen der Säugetiere gewesen sein. Und wenn bei den Ahnen der Säugetiere innerhalb der Belegknochen unter dem Einfluss des Muskelzuges eine Trennung entsteht, so ist es klar, dass der zwischen ihnen gelegene Knorpel an der Sonderung beteiligt werden muss. Gaupp (S. 637) definiert sein Vorstellung dahin, dass die Abgliederung des Dentale von der hinteren Kieferhälfte durch Auflösung der verbindenden intramandibularen Naht und durch Schwund eines Teiles des Meckel'schen Knorpels erfolgt sei. Wichtig für den Nachweis der Möglichkeit solches Vorganges wäre die Kenntnis der Kaumuskulatur der Urodelen und primitiveren Amphibien; der Ausgang müsste dann wahrscheinlich bei solchen Formen gesucht werden, bei denen die Kau-, insbesondere die Pterygoidmuskulatur noch zum Teil am Knorpel selbst angesetzt hat. Ob daher von einem reptilischen, allseitig mit Deckknochen gepanzerten Unterkiefer auszugehen sein würde, oder nicht eher von Formen mit zum Teil nacktem Knorpel, ist eine für die weitere Untersuchung gar nicht unwichtige Vorfrage. Es wäre übrigens ein Leichtes, aus den vorhandenen Zuständen ein Phantasiebild zu entwerfen, wie die Gliederung unter Beteiligung des Knorpels „entstanden sein könnte". Doch scheint es richtiger, dieser Annahme zunächst ihren heuristischen Wert als Wegweiser für weitere — eigene Untersuchungen zu belassen.

Es wurde oben angedeutet, dass außer der Kontinuität des Knorpelgewebes noch ein weiterer Grund für eine Gliederung innerhalb des Meckel'schen Knorpels spräche. Dieser zweite Grund wäre die nicht geringe Schwierigkeit, die oben beschriebene Mannigfaltigkeit in der Gestaltung des Säugerkaugelenkes auf ein „Angliederungsgelenk" zurückzuführen. Jedenfalls wäre es eine Aufgabe für sich, die Phylogenese solcher Angliederungsgelenke an tatsächlichen Beispielen festzustellen, vorab, ob Gelenke stammesgeschichtlich überhaupt nachweislich so entstehen, ferner ob Divergenzen in der Ausbildung homo-

8) Rabl, Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten, Ztschr. f. w. Zool., Bd. 70, 1901, Anm. 76 und Gaupp, p. 615.

9) Gaupp, p. 440 u. 446.

loger Gelenke festzustellen sind. Es können solche Divergenzen aber sehr wohl bereits jetzt verständlich werden auf Grund der von mir gesammelten Erfahrungen über die Phylogenese der Gelenke überhaupt. Denn wenn von einem Knorpelstab ausgegangen wird, der unter dem Einfluss neuer mechanischer Bedingungen sich gliedert, so wären nach anfänglicher fibröser Auflockerung innerhalb einer schmalen Zone zwei Wege denkbar. Der eine würde zu den breiten Syndesmosen hinführen (Tolypeutes, Cetaceen); ihm stünde sehr nahe der mit geringer Spaltbildung innerhalb der Syndasmose einhergehende Modus (Monotremen, meiste Edentaten). Auf einer anderen Bahn käme es zur beiderseitigen Abgliederung des fibrösen Gewebes und zwar so vollständig, dass die Sehne des Muskels zur Discusbildung führte. Solch ein Beispiel, wo eine Sehne die Rolle spielt, für die hier die Sehne des Pterygoideus externus in Anspruch genommen wird, wo sie also in das zwischen zwei Knorpel eingeschaltete fibröse Gewebe bei primitiven Gliederungen eintritt, habe ich auf Tafel V, Fig. 35 u. S. 135 des Textes meiner Abhandlung vom Finger von *Cryptobranchus* abgebildet und beschrieben. Bei jener hypothetischen Gliederung des Knorpelstabes des Unterkiefers würde je nach dem verschiedenen Umfange der fibrösen Zone und je nach der Breite des in den Discus eingehenden Anteiles von vornherein die Möglichkeit einer größeren Mannigfaltigkeitg egeben sein, wobei die Spezifität des auf die Zugeinwirkung reagierenden Knorpelgewebes selbst außerdem noch eine Rolle spielt. So würde die Neugliederung des Kiefergelenkes hinführen auf die Vorstellung, dass die Ordnungen der Säugetiere monophyletisch zwar, indes auf mehreren Bahnen einem Ausgangspunkte entsprossen seien, eine Vorstellung, die auch mit unseren übrigen Kenntnissen vom Bau der Säugetiere vereinbar ist.

Ist eine Anschauung richtig, wird an die Natur eine Frage in rechtem Sinne gestellt, so ergeben sich zwanglos Bestätigungen, je mehr die Erfahrung sich vertieft. Dass die Stammesgeschichte der Säugetiere sich in jedem Organe des Tieres widerspiegelt, ist nicht wohl zu bestreiten. So wird bis zu Ende durchgeführte Prüfung der Verhältnisse des Kaugelenkes auch schließlich zur Aufhellung bisher dunkler Fragen beitragen, sowohl in der Geschichte dieses Apparates, als des Säugetierstammes überhaupt.

Jena, 10. Oktober 1911.

Svante Arrhenius. Das Schicksal der Planeten.

Kl. 8°, 55. S. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft, 1911.

Unter den packenden Beiträgen zu kosmischen Physikochemie, mit denen uns Arrhenius seit einer Zeit zu beschenken pflegt, besitzt dieser neueste für alle Biologen ein ganz besonderes Interesse,

indem er von einer Grundbedingung des Lebens, von der Atmosphäre der Planeten handelt.

Die Neuheit der verschiedenen, scharfsinnigen und überraschenden Mitteilungen, die die Schrift enthält, soll dem Leser nicht durch dies Referat genommen werden, nur so viel sei verraten, dass Arrhenius zu dem Ergebnis gelangt, dass in unserem Planetensystem — dem einzigen von dessen Planeten wir etwas wissen — neben der Erde nur der Mars und die Venus Atmosphäre besitzen. Von diesen ist die Venus, eine werdende Heimstätte des Lebens, ein Bild der Vergangenheit unserer Erde, während der Mars seine Atmosphäre schon fast ganz verloren hat, eine sterbende Welt ist, ein Abbild des Schicksals, dem auch unser Planet, wenn auch in ferner Zukunft, nicht entrinnen kann. **Aristides Kanitz.**

Yngve Sjöstedt. Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen zoologischen Expedition nach dem Kilimandjaro, dem Meru und den umgebenden Massaisteppen Deutsch-Ostafrikas 1905—1906.

Stockholm 1910. 3 Bde. 2328 S. Mit 87 Tafeln und 175 Textfiguren.

Dieses hervorragende und prachtvoll ausgestattete Reisewerk des geschätzten schwedischen Forschers gibt eine umfassende Übersicht über die Tierwelt des Kilimandjaro-Meru-Gebietes auf Grund eines mit staunenswertem Fleiß gesammelten umfangreichen Materiales, das 25149 Exemplare und 4374 Arten umfasst und das unter Mitarbeit von 62 namhaften Zoologen bearbeitet wurde. Es fanden sich unter denselben 117 neue Gattungen und 1448 neue Arten. Naturgemäß kommt den Insekten mit 3459 Arten der Löwenanteil zu, während die Säugetiere mit 80, die Vögel mit 402, die Reptilien und Batrachier mit 72, die Fische mit 11, die Mollusken mit 52, die Tausendfüßler mit 33, die Spinnentiere mit 224, die Krebse und Asseln mit 19 und die Würmer mit 22 Arten vertreten sind. Entsprechend dem vielseitigen Inhalte in Bezug auf Biogeographie, Biologie, Systematik und Morphologie bildet dieses Werk die Grundlage für jede weitere zoologische Forschung in Ostafrika, zumal es nicht nur die auffälligen Formen und die Riesen der Tierwelt berücksichtigt, sondern ganz besonders auch größter Wert auf die versteckt lebenden und auf die kleinen und kleinsten Lebewesen gelegt worden ist, die ja im Haushalte der Natur eine bedeutende Rolle spielen. **Dr. Günther Enderlein, Stettin.**

Berichtigung

zu Epstein, Beiträge zur Kenntnis von *Pleistophora periplanetae*, in Nr. 21.

In den diesem Artikel beigegebenen Abbildungen lies:

statt Fig. 1 . . . Fig. 12
„ Fig. 12 . . . Fig. 16
„ Fig. 16 . . . Fig. 1.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof.- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXXI. 15. Dezember 1911. № 24.

Inhalt: **Goldschmidt**, Einführung in die Vererbungswissenschaft. — **Nekrassoff**, Zur Frage über die Beziehungen zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, auf Grund von Beobachtungen an Hydromedusen. — **Uhlenhuth**, Zur Untersuchung des Farbensinnes. — **Kronecker**, Das Wesen der Bergkrankheit und ein seltener Fall derselben. — Kolle und Hetsch: Die experimentelle Bakteriologie und die Infektionskrankheiten mit besonderer Berücksichtigung der Immunitätslehre. — Schmidt, Wörterbuch der Biologie. — Bresslau und Ziegler, Zoologisches Wörterbuch.

An unsere verehrten Leser und Mitarbeiter.

Aus der bisherigen Weise der Ausgabe unseres Blattes haben sich vielfache Schwierigkeiten ergeben. Wir halten es deshalb für zweckmäßig, hierin eine Änderung eintreten zu lassen und werden vom nächsten Jahrgang ab das Blatt

in Monatsheften von rund vier Bogen Stärke

erscheinen lassen, von denen je 12 Hefte einen Band oder Jahrgang bilden sollen. Der Umfang eines solchen Bandes wird daher wie bisher mindestens 48 Bogen betragen. Auch der Abonnementspreis bleibt unverändert. Wir hoffen durch diese Anordnung, sowohl den Interessen unserer verehrten Leser als auch denen unserer Mitarbeiter besser gerecht werden zu können als bisher, beabsichtigen jedoch in dem Charakter unserer Zeitschrift sowie in den Zielen, welche sie verfolgt, keine Änderung eintreten zu lassen.

München, Erlangen und Leipzig.

Die Herausgeber. Der Verleger.

R. Goldschmidt. Einführung in die Vererbungswissenschaft.

In 20 Vorlesungen für Studierende, Ärzte, Züchter. Gr. 8, 502 S., 161 Figuren. Leipzig, W. Engelmann, 1911.

Unter den zahlreichen Werken über Vererbungslehre, die in den letzten Jahren in allen Kultursprachen erschienen sind, nimmt das vorliegende eine besondere Stellung ein. Es behandelt nicht die eine oder die andere Seite des großen Problems, das seine Wurzeln in alle Gebiete biologischer Forschung senkt, also beispielsweise nicht die Variationslehre oder den Mendelismus oder die zellulären Fragen mit einseitiger Ausführlichkeit, um die anderen Gebiete summarisch abzutun. Sondern die Behandlung der verschiedenen Wege, auf welchen man in die Tiefe des Problems einzudringen gesucht hat, ist in dem Goldschmidt'schen Werke eine äußerst gleichmäßige, wobei höchstens zu erwähnen wäre, dass die morphologischen Detailfragen verhältnismäßig am knappsten behandelt worden sind, dass sich also der Verfasser in Hinsicht auf dieses Lieblingsgebiet seiner bisherigen Originalforschungen besondere Beschränkung auferlegt hat. Doch wird auch hier das Wesentliche an drei verschiedenen Stellen (S. 6—18 und 365—384 und 402—407) mit hinreichender Ausführlichkeit geboten und gut durch Abbildungen illustriert. Goldschmidt ist einer unvorsichtigen Vermischung der zellulären und der biologischen Erblichkeitsforschung durchaus abgeneigt, er betont aber dem extremen Skeptizismus Johannsen's gegenüber mit Recht, dass die morphologischen Studien an den Geschlechtszellen zu so bemerkenswerten Resultaten geführt haben, dass die experimentell-biologische Arbeitsrichtung sie unmöglich vernachlässigen darf.

Der Verfasser gibt an, dass er bei der Auswahl der Beispiele, an denen er die oft durch zahllose Experimente wiederholten Feststellungen erläutert, das zoologische Material in den Vordergrund gestellt habe. Von einem Zurücktreten des botanischen Materials kann aber deshalb nicht gesprochen werden. Ich finde vielmehr, dass es in ausgiebigem Maße berücksichtigt ist.

Goldschmidt hat seinen Stoff in 20 Abschnitte (Vorlesungen) geteilt, in welchen er ihn nach einer historischen und zellularmorphologischen Einleitung unter folgenden Hauptabteilungen behandelt: Die Variabilität; die Mutation; das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften; die Bastardierung als Mittel zur Analyse der Erblichkeit; das Problem der Geschlechtsbestimmung.

Die Abschnitte über die Variabilität und die Mutation, etwa den vierten Teil des gesamten Goldschmidt'schen Werkes ausmachend, geben eine sehr vollständige Übersicht nicht nur über

die Elemente dieses neuerdings so besonders reich entwickelten Forschungsgebietes, sondern sie lassen unter möglichst sparsamer Benutzung mathematischer Formeln den ganzen Weg überblicken, der hier zunächst unter Anwendung statistischer Methoden, dann durch ihre unerlässliche Korrektur auf Grund biologischer Gesichtspunkte und endlich durch die unter strengsten Kautelen arbeitende experimentelle Forschung zurückgelegt worden ist. Sie führen uns endlich bis zu der heute noch ungelösten Grundfrage: lässt sich ein prinzipieller Gegensatz zwischen kontinuierlicher und diskontinuierlicher Variation auch dann durchführen, wenn man nicht Einzelbeispiele herausgreift, sondern das gesamte vorliegende Tatsachenmaterial berücksichtigt? Goldschmidt stellt hier (S. 174—184) meines Wissens zum ersten Male alle bis jetzt vorliegenden, für die Entscheidung dieser Frage in Betracht kommenden Gesichtspunkte zusammen und zeigt, dass, da man Fluktuationen ihrer sonstigen Beschaffenheit, z. B. der Größe der Abweichung nach, nicht von Mutationen unterscheiden kann, und da besonders aus den Tower'schen Zuchtexperimenten die Möglichkeit einer sehr erheblichen Steigerung der Zahl der erblichen Varianten durch äußere Einflüsse (von 2% auf 62%) hervorgeht, die Entscheidung dieser Frage derweiteren Forschung vorbehalten werden muss.

Die Frage, welche Glieder der fluktuierenden Variabilität erblich werden können und unter welchen Umständen sie es werden können, leitet über zu dem Problem der Vererbung „erworbener Eigenschaften". Auch hier begnügt sich der Verfasser, das Tatsachenmaterial in logischer Anordnung vorzulegen und das Für und das Wider in objektiver Weise und ohne Einnahme eines Parteistandpunkts zu erörtern. Bei der Leidenschaftlichkeit des Streits, der heutzutage gerade über diese Frage herrscht, ist eine derartige parteilose und dabei die wesentlichen Gesichtspunkte erschöpfende Darstellung besonders zu begrüßen. Ein endgültiges Urteil in dieser Frage gibt der Verfasser nicht ab, doch fasst er seine Ansicht dahin zusammen, dass das bisher beigebrachte Material, das eine Vererbung erworbener Eigenschaften beweisen soll, zwar noch durchaus nicht vollständig und einwandfrei sei, dass es aber die Möglichkeit einer solchen Vererbung sehr wahrscheinlich mache. Ein Eingehen auf die Mnemetheorie wird als zu weit in das Hypothetische führend unterlassen. An sich finde ich diese Weglassungin Anbetracht der Ziele, die das Goldschmidt'sche Buch verfolgt, vollkommen gerechtfertigt. Der Grenzbestimmung aber, die Goldschmidt bei dieser Gelegenheit zwischen Hypothese einerseits und Interpretation und Verknüpfung der Tatsachen andererseits vornimmt, vermag ich nicht völlig beizustimmen.

Es folgt nun der große Abschnitt über die Bastardierung als Mittel zur Analyse der Erblichkeit, der außer dem eigentlichen Mendelismus auch noch die Biologie der Bastarde, ferner die Propfbastarde und Chimären und endlich die zellulären Grundlagen der Bastardlehre behandelt. Was die Buchstabensymbole anlangt, so hat Goldschmidt, dem Vorschlage Langs folgend, eine einheitliche und sozusagen internationale Schreibweise der Merkmale durchgeführt, indem unter Zugrundelegung der Bateson'schen Presence- und Absence-Schreibweise stets die Anfangsbuchstaben der lateinischen Bezeichnung der betrachteten Eigenschaft gewählt wurden. Das bedingt eine große Erleichterung für jeden Leser und sollte allgemein angenommen werden. Auch die Darstellung des Mendelismus, das Eingehen auf das Wesen des Dominanzbegriffs und seine scharfe Trennung von der eigentlichen Spaltung zeichnen sich durch große Klarheit aus. Goldschmidt hatte in diesem Abschnitt den Vorteil, sich auf das wundervolle Spezialwerk Bateson's, Mendel's Principles of Heredity, stützen zu können; doch sind seit dem Erscheinen letzteren Werkes (1909) zwei Jahre verflossen, reich an wichtigen Fortschritten, welche eine eingehende Berücksichtigung verdienten und fanden. Auch ist Goldschmidt auf wichtige Kapitel ausführlich eingegangen, die in jenem Werk nur eine beiläufige Behandlung erfahren haben, so besonders auf die Frage nach den konstanten Bastardformen und alles, was damit zusammenhängt. Die Auswahl der Beispiele ist eine sehr geschickte. Doch hätte vielleicht mit Rücksicht auf das ärztliche Lesepublikum der Abschnitt über Mendelspaltung beim Menschen etwas ausführlicher gestaltet werden können. Hoffentlich entschließt sich der Verfasser bei Gelegenheit einer neuen Auflage zu dieser kleinen Vervollständigung. Aus historischen Gründen hätten meiner Ansicht nach die Bastardierungsversuche an *Hieracium* eine Erwähnung verdient.

Fand Goldschmidt bei seiner Darstellung der Variationslehre in dem Werke von Johannsen, bei seiner Darstellung des Mendelismus in demjenigen von Bateson bereits eine Grundlage vor, die er allerdings durchweg mit Kritik und unter Zurückgehen auf die Quellen benutzt und auf der er dann mit großer Selbständigkeit weiter gebaut hat, so verhält sich dies bei Behandlung des Problems der Geschlechtsbestimmung anders. Hier liegt zurzeit noch nichts vor, was man als eine Durcharbeitung des Gesamtproblems bezeichnen könnte, und indem der Verfasser eine solche im letzten Abschnitt seines Werkes unternommen hat und in das Chaos ungeordneter und teilweise widerspruchsvoller Tatsachen die Möglichkeit einer Übersicht und damit Licht brachte, hat er sich ein besonderes, über den Rahmen lehrbuchhafter Darstellung hinausgehendes Verdienst erworben.

Der Versuch einer mendelistischen Erklärung der Geschlechtsbestimmung, die Annahme, dass auch das Geschlecht durch ein mendelndes Merkmalspaar bestimmt werde, stützt sich auf vier Gruppen von Tatsachen: Bastardierungsexperimente, bei denen das Geschlecht selbst als Erbeigenschaft betrachtet wird; die Tatsachen der geschlechtsbegrenzten Vererbung; das biologische Verhalten der sekundären Geschlechtsmerkmale und ihre experimentelle Beeinflussung; die zytologischen Tatsachen (Heterochromosomen). Alle vier Tatsachengruppen werden nun von Goldschmidt sorgfältig analysiert. Ein direkter Beweis für das Vorhandensein von Geschlechtsdeterminanten (im Sinne Mendel'scher Faktoren) könnte ja in erster Linie durch Bastardierungsexperimente geführt werden. Goldschmidt weist darauf hin, dass die Experimente von Correns und die von Shull an monözischen und diözischen Pflanzen denselben noch keineswegs voll erbringen und untereinander im Grunde schwer in Einklang zu bringen sind. Überhaupt stehen der hier immer zu machenden Annahme, dass das eine Geschlecht als homozygot angesehen werden muss, also nur die Potenz zur Hervorbringung des einen Geschlechts besitzt, das andere Geschlecht aber als heterozygot, also latent zwittrig, im Falle Shull die direkten Beobachtungen Strasburger's, ganz allgemein aber eine Anzahl widerstrebender Tatsachen gegenüber, die Goldschmidt an einer Reihe von Beispielen erläutert. Ganz ähnlich verhält es sich in den Fällen der geschlechtsbegrenzten Vererbung, wie wir sie besonders durch die Doncaster-Raynor'schen Untersuchungen bei *Abraxas*, ferner durch Morgan bei *Drosophila*, durch Pearl und Surface bei Hühnern und noch in zahlreichen anderen Fällen kennen. In diesen Fällen steht allerdings nicht das Geschlecht selbst zur Untersuchung, sondern nur seine Korrelation zu bestimmten Arten von Mendelspaltungen. Das eine geht jedenfalls aus den betreffenden Experimenten hervor, dass sich bei Mendel'schen Rückkreuzungen eine feste Korrelation der spaltenden Eigenschaft zum Geschlecht zeigt.

Zu allen diesen biologischen Tatsachen ist nun durch die Entdeckung der akzessorischen Chromosomen (Heterochromosomen) ein neues Moment hinzugekommen. Dass die Heterochromosomen bei der Geschlechtsbestimmung eine sehr wichtige Rolle spielen, ist durch eine Reihe von Untersuchungen an Aphiden im höchsten Grade wahrscheinlich gemacht worden und ist bisher auch noch kaum einem Widerspruch begegnet. Es ergibt sich daraus die Notwendigkeit, zu untersuchen, ob die Rolle, die die Heterochromosomen bei der Geschlechtsbestimmung spielen, mit der Möglichkeit der mendelistischen Interpretation in Beziehung zu bringen ist oder nicht.

Versuche, diese Beziehung in rein mendelistischem Sinne, d. h. unter Annahme von Geschlechtgenen (einem Faktor der Männlichkeit und einem allelomorphen Faktor der Weiblichkeit) klarzulegen, sind von Doncaster und Bateson unternommen worden und werden von Goldschmidt kritisch analysiert. Der Verfasser wendet sich dann zur Erörterung der hiervon abweichenden Anschauung, die im akzessorischen Chromosom den Träger einer Substanz erblickt, welche in bestimmter Quantität das männliche, in der doppelten das weibliche Geschlecht bedingt, und er führt aus, wie unter der Annahme, dass im übrigen mendelnde Faktoren im akzessorischen Chromosom lokalisiert sind, die Fälle von geschlechtsbegrenzter Vererbung, z. B. die von *Abraxas* und *Drosophila* eine einfache Erklärung ohne weitere Hilfsannahmen finden.

Die Behandlung der Fragen nach dem Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung, des Wechsels parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Generationen und endlich des Wechsels ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Vermehrung, und die Untersuchung, inwieweit dabei innere und äußere Faktoren eine Rolle spielen, was also daraus für das Problem der Vererbung zu schließen sei, bilden den Beschluss des Werkes.

Goldschmidt hat sein Buch als eine Einführung in die Vererbungslehre für Studierende, Ärzte, Züchter bezeichnet. Eine Einführung für noch nicht Vorbereitete ist es in der Tat insofern, als keine Vorkenntnisse vorausgesetzt werden und jeder, der die Konzentrationsfähigkeit besitzt, die in Betracht kommenden Probleme überhaupt zu erfassen, den klaren und übersichtlichen Ausführungen des Buches ohne Mühe folgen kann und am Schlusse angelangt über die wesentlichen Ermittelungen und die bewegenden Probleme der jungen Wissenschaft einen guten Überblick gewonnen hat. Doch ist dieses Buch noch mehr als eine bloße Einführung für Lernende. Es ist die erste das Gebiet wirklich umspannende Gesamtdarstellung der experimentellen Vererbungslehre, die auch demjenigen Fachbiologen, dem die Vererbungsfragen bisher ferner gelegen haben, einen zuverlässigen Führer bietet, der ihn bei aller Selbständigkeit des Urteils in keiner Weise bevormundet, und die selbst demjenigen, der sich seit Jahren eingehend mit diesen Fragen beschäftigt hat, Neues und Anregendes zu sagen hat.

Richard Semon.

Zur Frage über die Beziehungen zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, auf Grund von Beobachtungen an Hydromedusen.

Von A. Nekrassoff (Moskau).

Die Untersuchungen über die Knospung der Margeliden führten Braem[1]) zu theoretisch äußerst interessanten Schlussfolgerungen über die gegenseitigen Beziehungen und den Zusammenhang zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Bei diesen Hydromedusen verdankt die Knospe, nach Braem, ihren Ursprung den Zellen, die den jungen Keimzellen insofern völlig entsprechen, als sie vom selben Keimblattektoderm abstammen. Die Knospen und die Geschlechtszellen treten an denselben Punkten der Oberfläche auf und die Knospung wird unterdrückt, wenn sich die Keimzellen in Eier und Spermatozoen umwandeln. Diese Beobachtungen veranlassten Braem, die der Knospe den Ursprung gebenden Zellen als Keimzellen zu erkennen, die unter gewissen Bedingungen sich zu einer Knospe, unter anderen zu Eiern und Spermatozoen entwickeln können. Eine solche Knospung aus Keimzellen bezeichnete Braem als „Gonoblastie" und betrachtete dieselbe als Bindeglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Braem meint, bei den Metazoen wäre die ungeschlechtliche Fortpflanzung ein Vorläufer der geschlechtlichen, d. h. jene wäre phylogenetisch älter als diese (die Belege dieser Theorie vergleiche in den zweiten der in der Anmerkung angeführten Arbeiten Braem's).

Ganz abgesehen von diesen weitgehenden Spekulationen, ist die Tatsache der Entstehung der Knospen aus denselben Keimzellen, die den Geschlechtszellen den Ursprung geben, an und für sich einer eingehenden Nachuntersuchung an möglichst zahlreichen Objekten unter Margeliden und diesen nahestehenden Formen wert.

Ich ließ mich von der Hoffnung leiten, dass die Beobachtungen und Hypothesen Braem's sich auch bei den Hydromedusen *Cladonemida*, und zwar bei *Eleutheria dichotoma*[2]) Quatrefages (*Clavatella prolifera* Hinks) bestätigen werden. Die Knospung findet sowohl bei der Meduse *Eleutheria*, als auch beim Polypen statt. Auf diese Weise könnten wir beim Geschlechtstier, der Meduse, eher eine Knospung durch Gonoblastie[3]) erwarten. Andererseits

1) Braem, „Die Knospung der Margeliden, ein Bindeglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung." Biol. Centralbl., Bd. XXVIII, 1908. — Ders., „Die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vorläufer der geschlechtlichen." Biol. Centralbl., Bd. XXX, 1910.

2) Eine ausgezeichnete Abbildung dieser Meduse findet sich bei Hartlaub: Craspedote Medusen. Nordisches Plankton, 1907.

3) Vgl. Braem (1908), loc. c., p. 796.

hielt es Herm. Müller[4]), der die Ovogenese bei *Eleutheria* studierte, für möglich, dass die Geschlechtszellen dieser Meduse sich aus den Zellen des dorsalen Ektoderms entwickeln können und zwar entdeckte er hier ein vom dorsalen Epithel undeutlich abgegrenztes Keimlager. Im dorsalen Ektoderm stieß er häufig auf Zellen, die an junge Eizellen erinnerten. Ebensolchen Zellen, nur mit größerem Kern und dunklerem Protoplasma begegnete er in den Ektodermteilen, in denen die Knospenbildung einsetzte. Diese Hinweise Müller's ließen eine Bestätigung der Beobachtungen Braem's noch wahrscheinlicher erscheinen, um so mehr als gewisse Eigentümlichkeiten im Bau und Fortpflanzungsweise von *Eleutheria* diese Hoffnung noch mehr bestärkten. Diese äußerst interessante Meduse, deren Planula, wie Krumbach[5]) nachweist, nichts Geringeres ist als das rätselhafte Mesozoon *Trichoplax* (*adhaerens*), besitzt eine flache rudimentäre Glocke mit meist sechs gegabelten Tentakeln, mit deren Hilfe das Tier am Boden umherkriecht. Die Knospen bilden sich interradial zwischen den Tentakeln aus der Außenwandung des Ringkanals. Eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit von *Eleutheria* bildet eine besondere Bruthöhle in der Dorsalregion, die schon von den ältesten Autoren entdeckt wurde[6]). Hartlaub[7]) war der erste der den Nachweis führte, dass diese Höhle nicht mit der Magenhöhle, sondern mit der vom Velum und der Nesselwulst abgegrenzten Glockenhöhle im Zusammenhang steht. Diese Beziehung wird durch sechs Interradialkanäle vermittelt. Das die Bruthöhle und die Interradialkanäle auskleidende flache Epithel bildet eine unmittelbare Fortsetzung des Glockenhöhlepithels. Alle diese Organe bilden, wie Hartlaub zeigte und Müller bestätigte, Derivate des embryonalen Glockenkernes. Die Bruthöhle verdankt ihren Ursprung den vom Glockenkern zwischen Ekto- und Entoderm der Dorsalregion hineinwachsenden Enden der Interradialkanäle. Der Umstand, dass die Bildung der Geschlechtszellen gleichfalls an den Enden dieser Interradialkanäle stattfindet und die Knospen interradial auftreten, bildete somit das dritte günstige Anzeichen, dass die Braem'schen Beobachtungen sich auch bei *Eleutheria* bestätigen werden.

Doch enttäuschten die Beobachtungen, die ich an dem von mir im Sommer 1909 an der Station von Neapel gesammelten Material machte, meine Erwartungen.

4) H. Müller, „Untersuchungen über Eibildung bei Cladonemiden und Codoniden." Zeitschr. f. wiss. Zool., 1908, Bd. 89, Anm. p. 37.

5) Thilo Krumbach, „*Trichoplax*, die umgewandelte Planula einer Meduse." Zool. Anz., Bd. 31, 1907. — Ders., „Beiträge zur Kenntnis der Meduse *Eleutheria* (*Clavatella*) aus dem Golfe von Triest." Breslau 1907.

6) Vgl. die vollständige Literaturübersicht über *Eleutheria* in der zweiten angeführten Arbeit Krumbach's.

7) Hartlaub, Üb. d. Bau der *Eleutheria* Quatrefages. Zool. Anz., Bd. 86, IX.

In erster Linie findet die Knospung bei den Medusen von *Eleutheria* scheinbar parallel der geschlechtlichen Fortpflanzung statt und unterdrückt diesen Prozess keineswegs, noch wird sie von demselben unterdrückt. Meine Beobachtungen an lebenden Exemplaren umfassen zwar keinen großen Zeitraum, doch überzeugte ich mich aus dem Studium des reichen konservierten Materials an Schnitten, dass außerordentlich häufig Exemplare mit zahlreichen Knospen (bis zu neun an einem Individuum, wobei an ein und demselben Interradius neben einer älteren noch nicht abgelösten Knospe sich schon eine neue bilden kann) in den verschiedensten Entwickelungsstadien vorkommen, deren Bruthöhle gleichzeitig sowohl von Geschlechtszellen verschiedener Altersstufen, Eiern und Spermatozoen, als auch von Larven, angefangen von den ersten Furchungsstadien bis zur Planula gefüllt ist.

Die Knospung der Meduse *Eleutheria* findet auf gewöhnliche Weise durch Ausstülpung beider Blätter (des Ekto- und Entoderms) der Außenwandung des Ringkanales statt. Trotz des reichhaltigen Materials gelang es mir keinmal, die Knospenbildung aus dem Ektoderm allein festzustellen, wie dies Chun bei *Rathkea octopunctata*[8]), Trinci bei *Cytaeis minima*[9]) und Braem bei *Lizzia Claparedi* beobachtete. Allerdings konnte ich bisweilen an Schnitten Bilder beobachten, die sehr an die von Chun für *Rathkea* oder von Braem für *Lizzia* abgebildeten gemahnen (vgl. beispielsweise ihre Abbildungen bei Korschelt und Heider[10]), Fig. 395 und 396), doch musste ich mich jedesmal an den Nachbarschnitten zweifellos davon überzeugen, dass die Höhlung der Knospe mit derjenigen des Ringkanals im Zusammenhang bleibt und dass eine falsche Vorstellung vom Fehlen eines Zusammenhanges zwischen dem Knospenentoderm und dem des Ringkanals nur durch schräg geführte Schnitte veranlasst werden kann. Ich zweifle keineswegs an der Richtigkeit der oben angeführten Beobachtungen über die Knospung der Margeliden, doch scheint es mir, dass die Unterschiede in der Knospung zwischen diesen und anderen Medusen dem Körperdistrikt, an dem die Knospen entstehen, in Rechnung zu stellen sind. Bei allen Medusen mit Knospen rein ektodermalen Charakters kommen diese am Manubrium der Meduse zur Entwickelung, wo die Entodermzellen eine besonders große Länge erreichen und der lokaler Bedingungen halber aus irgendwelche Ursachen[11]) an der Ausstülpung nicht teilnehmen können.

8) Chun, „Atlantis." Zoologica, Heft 19, 1895.

9) Trinci, „Di una nuova specie di Cytaeis gemmata del Golfe di Napoli". Mitt. a. d. Z. St. z. Neapel, Bd. 16, 1903.

10) Korschelt und Heider. Lehrbuch d. vergl. Entw.-Gesch. der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Lief. IV, II. Hälfte, 1910.

11) Eine solche indirekte Ursache könnte hier in der Überflüssigkeit einer Verbindung zwischen der Knospenhöhle und derjenigen des Mutterorganismus liegen;

Bei *Eleutheria* entwickeln sich die Knospen am Ringkanal und hier begegnen wir einer Beteiligung beider Keimblätter. Wie dies auch bei anderen Hydropolypen beobachtet wurde, geht der Ausstülpung der Knospe eine intensive Vermehrung der Ektodermzellen an der künftigen Bildungsstelle der Knospe voraus, worauf auch die zahlreichen karyokinetischen Figuren hinweisen (vgl. den Beginn der sekundären Knospung Fig. 1 u. 2). Hierauf beginnt die Ausstülpung (Fig. 3).

Fig. 1.

Nach den Arbeiten Hadzi's[12]) über die Knospung der *Hydra* muss beim Studium dieses Prozesses bei den Hydropolypen die Frage von der Anteilnahme von indifferenten Embryonalzellen an demselben in Betracht gezogen werden. Die Ektodermzellen von *Eleutheria* zeigen im allgemeinen einen mehr oder weniger embryonalen Charakter und zeichnen sich nur durch eine gewisse Vakuolisität, die

Fig. 2.

die ergriffene Nahrung hat im Manubrium noch nicht die Einwirkung des Sekrets der zahlreichen in der Magenhöhle der erwachsenen Meduse vorhandenen Drüsenzellen erfahren, so dass sie von den Entodermzellen der Knospe noch nicht assimiliert werden kann.

12) Hadzi, „Die Entstehung der Knospe bei *Hydra*". Arb. d. zool. Inst. Wien, Bd. 18, 1909.

jedoch nach Einwanderung dieser Zellen in die Knospe bald verloren geht, aus, wobei die Zellen kompakt werden und sich intensiv zu vermehren beginnen. Das Entoderm besteht dagegen aus mehr aufgeblähten, verschiedene Einschlüsse enthaltenden und differenzierten Zellen, die diesen Charakter von differenzierten Entodermzellen bei der ursprünglichen Bildung der Knospe bewahren (Fig. 1. 2 — Knospen zweiter Ordnung, und Fig. 3). Späterhin büßt die Entodermschicht unter der Glockenkernanlage seine Einschlüsse ein und gewinnt einen indifferenten, fast embryonalen Charakter. Bald bilden diese Zellen jedoch infolge ihrer intensiven Vermehrung und des lateralen Druckes ein hohes Zylinderepithel (Fig. 4 u. 1 — Knospe erster Ordnung).

Fig. 3.

Fig. 4

Somit kann man auf Grund der Beobachtungen über die Knospung von *Eleutheria* zur Annahme kommen, dass bei Coelenteraten für bereits differenzierte Zellen die Möglichkeit eines reversiblen Prozesses gegeben ist — die Möglichkeit, von neuem einen embryonalen Charakter anzunehmen. Selbstverständlich tritt uns hierin eine neue Schwierigkeit bei Verfolgung der „Keimbahn" dieser Tiere entgegen und das Vorhandensein einer „absoluten Embryonalität" nach dem Ausdruck Braem's, die nur von einzelnen indifferenten Zellen bewahrt wird, wird stark in Zweifel gezogen[13]).

13) Es liegt außerhalb des Rahmens der vorliegenden Arbeit, die weitere Entwickelung der Knospe von *Eleutheria* zu verfolgen. Ich verweise nur darauf, dass die Berichtigung Goette's (Z. f. w. Z., Bd. 87, 1907) und nach ihm Kühn's (Zool. Jahrb., Bd. XXX, 1906) der alten Auffassung Agassiz's sich auch für *Eleutheria* durchaus bestätigt. Es kommt nämlich bei der Entstehung des Glockenkernes aus den inneren Ektodermschichten der Knospe (den Anfang dieses Vorganges bei *Eleutheria*, vgl. Fig. 4 und 1) keineswegs zur Bildung eines zweischichtigen Entodermbechers, wie man dies früher annahm, sondern einzeln radial angeordnete Entodermschläuche (meistens 4) wachsen aufwärts, und zwischen diese treten die Zipfel des

Was die geschlechtliche Fortpflanzung bei *Eleutheria* anbetrifft, so waren es zwei Fragen, die mein Interesse in Anspruch nahmen: 1. die Entstehungsstelle der Geschlechtszellen, d. h. ob dieselbe in irgendwelche Beziehungen zur Bildungsstelle der Knospen steht, und 2. der Charakter des geschlechtlichen Prozesses — der Befruchtungs- und Reifungserscheinungen — ob dieselben hier nicht besonders primitiv sind. In der Tat, wenn die Voraussetzung Braem's richtig ist und wir es bei den Hydromedusen (den Margeliden) mit der Differenzierung der jüngeren geschlechtlichen Fortpflanzung aus der älteren ungeschlechtlichen zu tun haben, so wäre es nur natürlich, sowohl bei diesen als auch bei anderen Hydromedusen einen noch nicht völlig differenzierten geschlechtlichen Prozess zu erwarten.

Die erste Frage wurde schon von Hartlaub und Müller behandelt, und obwohl ersterer späterhin die Vermutung aussprach, dass die Geschlechtszellen bei *Eleutheria* möglicherweise dem Entoderm entstammen, während Müller die Möglichkeit, deren Entstehung auch aus dem Rückenektoderm zugab, so erblicken doch beide Autoren die hauptsächliche Entstehungsstelle der Geschlechtsprodukte im Epithel der Bruthöhle und der Brutkanäle und im Ektoderm der Subumbrella, d. h. den Derivaten desjenigen Embryonalorganes (des Glockenkernes), in dem auch die Bildung der Geschlechtsprodukte bei den anderen Hydromedusen stattfindet. Ich kann mich der letzteren Auffassung nur durchaus anschließen. Das Studium meiner Schnitte überzeugte mich davon, dass diese Bildungen (die Derivate des Glockenkernes) stets vom umliegenden Entoderm der Gastrovaskularhöhle und vom äußeren Ektoderm scharf abgegrenzt sind und dass die Geschlechtszellen stets aus dem Epithel der Glockenkernderivate entstehen. Ich konnte bei ganz jungen, noch nicht vom Muttertier ganz losgelösten Medusen die Ovogonien an den Enden der Brutkanäle, die sich von der Höhle des Glockenkernes zur Dorsalseite hinziehen, beobachten. Zu den Knospen, die der Außenwandung der Meduse in der Region des Ringkanales ihre Entstehung verdanken, stehen die Geschlechtszellen von *Eleutheria* in keinerlei Beziehung.

Es glückte mir weiter, mehrere Reifungs- und Befruchtungsstadien von *Eleutheria* zu beobachten, die mich davon überzeugten, dass wir es auch bei dieser Meduse mit typischen Reifungsmitosen zu tun haben, die bis in die kleinsten Details mit den entsprechenden Stadien bei anderen höheren Tieren übereinstimmen. So beobachtete ich, im Widerspruch zu Müller's Behauptung, in den Richtungsspindeln der Eier von *Eleutheria* charakteristische Pol-

Glockenkernes hinein (vgl. das übersichtliche Schema in der Arbeit Kühn's). Bei *Eleutheria* entstehen fast gleichzeitig sechs solche Schläuche, entsprechend der Tentakelzahl.

strahlungen und viel mehr, als sechs ebenso charakteristische doppelte Chromosomfiguren (Fig. 5 *a* u. *b*, Fig. 6), Fig. 7 *a* und *b* stellt ein Befruchtungsstadium mit einem Richtungskörper am animalen Pol, dem Eikern und dem dunklen Spermakern dar.

Fig. 5 *a*.

Fig. 5 *b*.

Fig. 7 *a*.

Fig. 6.

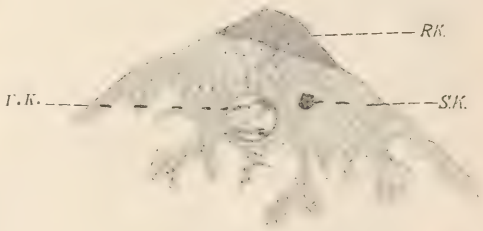


Fig. 7 *b*.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung (aber nicht die Parthenogenese) unterscheidet sich von der geschlechtlichen nicht durch das Wegfallen des Befruchtungsvorganges allein, sondern auch durch das der jenem vorangehenden Reifungserscheinungen. Die Reifungskaryokinese zeichnet sich zytologisch durch außerordentlich typische Charaktere bei sämtlichen Metazoen und selbst bei den Pflanzen aus (vgl. z. B. die

Übersicht Grégoire's[14]). Es liegen gewisse Gründe für die Annahme vor, dass dieser Prozess, allerdings in etwas modifizierter Weise, auch bei den *Protozoa* vorhanden ist. Die Erscheinungen sind bei weit voneinander entfernten Tiergruppen von *Metazoa* so übereinstimmend, dass der Prozess als ein außerordentlich alter angesehen werden muss. Für solche Merkmale oder Vorgänge, deren Spuren uns die geologischen Befunde nicht offenbaren können, muss als Maßstab zur Beurteilung ihres hohen Alters die Konstantheit und Hartnäckigkeit, mit welcher dieses Merkmal oder Vorgang sich bei weit voneinander entfernten Tierformen wiederholt, dienen. Dass der Geschlechtsvorgang (die Eireifung und Befruchtung) in seiner typischen Form auch bei den Hydromedusen[15]) vorhanden ist, lässt ihn als außerordentlich alt erscheinen.

Welche von diesen Fortpflanzungsweisen bei *Metazoa* älter ist, ist natürlich sehr schwierig zu sagen, aber die häufigen Variationen in der Knospenbildung zeichnen diesen Vorgang als weniger konstanten und vielleicht verhältnismäßig jüngeren. Außerdem weist vieles darauf hin, dass er durch die besonderen Lebensverhältnisse des betreffenden Tieres bedingt wird.

A. Mordwilko gelangte nach langem Studium der Biologie der *Aphida* zum Schluss, dass die Parthenogenese bei diesen meist mit besonders günstigen Nahrungsbedingungen im Zusammenhang steht[16]). Mir scheint, dieser Gedanke lasse sich durchaus auch für die Knospung von *Eleutheria* in Anwendung bringen. Ich beobachtete wenigstens eine energische Knospung von *Eleutheria* eben in dem kleinen Aquarium (in Neapel), in welchem aus den kurz vorher abgelegten Turbellarieneiern (hauptsächlich von *Yungia aurantiaca*) eine ungeheure Menge von Müller'schen Larven ausgeschlüpft waren, auf deren Kosten sich auch die Copepoden stark vermehrt hatten. Meine Schnitte wiesen darauf hin, dass alle Eleutherien sich an diesen Tieren nährten. Die Knospung verlief dabei mit außerordentlicher Geschwindigkeit. Die Bildung von neuen Knospen trat sogar schon bei solchen jungen Medusen ein, die sich noch nicht einmal von dem Muttertier losgelöst hatten. Geschlechtsprodukte kamen bei weitem nicht bei allen Medusen zur Ausbildung und ihre Entwickelung verlief langsam. Die Bildung von Geschlechts-

14) Grégoire, V., 1905. Les resultats acquis sur les cinèses de Maturation dans les deux règnes I. La Cellule XXII.

15) Vgl. auch typische Reifungs- und Befruchtungsprozesse bei *Pennaria* und *Tubularia* (Hargitt, Maturation, Fertilization and Segmentation of *Pennaria tiavella* (Ayres) and of *Tubularia Crocea* (Ag.) Bull. of the M. of (Z. Harvard Coll. v. LIII, Nr 3, 1909.

16) Zeigen auch Experimente, dass reichliche Ernährung die Tendenz der Organismen zur Parthenogenese erhöhen, die zur sexuellen Vermehrung unterdrücken kann. Vgl. z. B. U. v. Scharfenberg's Daphnidenarbeit (Internation. Revue d. g. Hydrob. u. Hydrogr., 1910, Bd. III, Biol.-Suppl.-Heft 2.

produkten wirkte, wie ich bereits oben erwähnte, keineswegs auf die Knospung ein, so dass Exemplare mit aufgetriebener, von Planulen, Larven, Eiern und Spermatozoen erfüllter Bruthöhle keineswegs weniger Knospen trugen als Individuen ohne Geschlechtsprodukte. Somit bildete die Knospung hier eine zweckmäßige Einrichtung zur Erzeugung einer möglichst großen Anzahl von Individuen in möglichst kurzer Zeit, um die so günstigen Nahrungsbedingungen gänzlich auszunützen.

Was nun die Stelle anbetrifft, wo die Knospenbildung stattfindet, so liegt die Erklärung des Unterschiedes zwischen der Knospung bei den Margeliden (am Manubrium) und bei *Eleutheria* (am Glockenrande) in der Lebensweise der Tiere. Die ersteren schwimmen infolge der Kontraktion der Glocke und die Knospen am Rande der letzteren würden die Fortbewegung stark hindern. Am Manubrium unter der Glocke befinden sich die Knospen außerdem in großer Sicherheit. Bei der kriechenden *Eleutheria* hat dagegen die Glocke ihre Funktion als Schwimmorgan eingebüßt und die zwischen den beweglichen, an einem Ast mit einem Knopf aus Nesselzellen versehenen Tentakeln[17]) sitzenden Knospen befinden sich in völliger Sicherheit und hindern nicht die Bewegungen des Tieres.

Bergen, September 1911.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Die Knospen von *Eleutheria dichotoma* (Quatrefages); Schnitt × 500. *a* = die Knospe der ersten Ornudng, *b* = die Anlage der Knospe der zweiten Ordnung, *Gk.* = die Glockenkernanlage, *Kh.* = Knospenhöhle, *Rh.* = Radialkanalhöhle, *Jh.* = Interradialkanalhöhle.

Fig. 2. Idem. Schnitt × 500.

Fig. 3. Der Anfang der Knospenausstülpung. Schnitt × 500.

Fig. 4. Späteres Stadium der Knospenbildung. Typische Einschlüsse in den Entodermzellen verschwinden allmählich in den höheren Teile der Knospe. Schnitt × 500.

Fig. 5 *a*. Eizelle von *Eleutheria dichotoma* mit der Richtungsspindel im Prophasestadium. Schnitt × 500. *b* Idem. Schnitt × 1900. Richtungsspindel mit typischen Chromosomenfiguren.

Fig. 6. Eizelle von *Eleutheria dichotoma* mit der Richtungsspindel im Metaphasestadium. Schnitt × 500.

Fig. 7 *a*. Befruchtungsstadium von *Eleutheria dichotoma*. Schnitt × 500. *b* Idem. Schnitt × 1000. *Rk.* = Richtungskörper; *Ek.* = Eikern; *Sk.* Spermakern.

Zur Untersuchung des Farbensinnes.

Von Dr. Eduard Uhlenhuth.

Graber fällt das Verdienst zu, als erster den Versuch gemacht zu haben, das Verhalten der Tiere gegenüber Farbe und Intensität des Lichtes methodisch zu untersuchen und zu zeigen, wie

17) Über die Bewegung dieser Tentakeln vgl. Krumbach, 1907, „Beiträge u. s. w.“

der Lichtsinn der Tiere einer zahlenmäßigen Bestimmung zugänglich gemacht werden könne. Freilich kamen seine Experimente nicht über eine annähernde Bestimmung des Helligkeitssinnes der Tiere hinaus, während sie die Frage nach dem Farbensinn nur anzuregen aber nicht zu lösen vermochten.

Zur Grundlage diente ihm bei allen seinen Versuchen die Feststellung des Helligkeitssinnes. Es wird z. B. festgestellt, dass ein Tier dunkelliebend ist, was dann der Fall ist, wenn es von zwei verschieden intensiven Weißlichtern das weniger intensive vorzieht. Für einen bestimmten Helligkeitsquotienten (Verhältnis der Intensitäten beider Lichter) lässt sich nun der Reaktionsquotient, das Verhältnis der Frequenzzahl in beiden Lichtern, berechnen, wobei unter Frequenzzahl die in jedem Lichte befindliche Zahl der Versuchstiere zu verstehen ist. Verwendet man nun statt des dunkleren Weißlichtes ein Rotlicht von gleicher Intensität, so müsste der Reaktionsquotient derselbe bleiben, falls nur die Helligkeit ausschlaggebend wäre. Handelt es sich aber außerdem um eine Wirkung der Farbe, so wird die Frequenzzahl für Rot z. B. eine relative Zunahme erfahren, wenn die Tiere rotliebend sind.

Dazu ist zu bemerken, dass die Intensitätsbestimmung der Farblichter nicht nach einwandfreien Methoden gemacht wurde, und dass ein Farblicht, welches für uns dieselbe Intensität wie ein bestimmtes Weißlicht besitzt, nicht auch für die betreffenden Tiere dieselbe Intensität besitzen muss. Es ist im obigen Fall daher möglich, dass die erhöhte Frequenzzahl darauf zurückzuführen ist, dass das Rot für das Versuchstier einen höheren Intensitätswert hatte als für das menschliche Auge. Dann wird es auch ins Rot gehen, wenn es farbenblind ist.

Graber verwendete auch die von ihm so benannte Methode des übermerklichen Helligkeitsunterschiedes. Bevorzugt ein helleliebender Fisch gegenüber einem für uns 200mal dunkleren Rot das Blau, so muss das noch nicht eine Folge seiner Vorliebe für Blau sein, es kann auch auf Dunkelscheu beruhen. Wird nun umgekehrt das Rot 200000mal heller gemacht als das Blau und dennoch letzteres weiter bevorzugt, so muss diese Reaktion auf Rotscheu zurückgeführt werden. Denn wäre nur die Intensität maßgebend, so müsste jetzt Rot bevorzugt werden.

Dagegen hat man den berechtigten Einwand erhoben, dass die Intensitätssteigerung des Rot sich nur auf das menschliche Auge beziehe, womit noch nicht gesagt ist, dass nunmehr auch dem Fischauge das Rot heller erscheinen müsse. Ferner kann es möglich sein, dass die Retina für langwellige Lichtstrahlen überhaupt nicht empfindlich ist, so dass selbst ein noch helleres Rot, als das verwendete, den Tieren noch immer dunkler erscheinen muss als das dunkelste Blau.

Wir sehen, dass es mit Hilfe dieser Methode nicht möglich war, die Frage nach dem Farbensinn zu lösen.

In neuerer Zeit hat sich C. Hess um die Erforschung des Farbunterscheidungsvermögens der Tiere besondere Verdienste er-

worben. Seine Untersuchungen bei Fischen führten ihn zu dem Ergebnisse, dass die Fische total farbenblind seien.

Auch er begann seine Experimente mit der Feststellung des Helligkeitssinnes und fand, dass die von ihm berücksichtigten Fische immer nach der für uns hellsten Stelle schwammen, dass sie also positiv phototropisch seien. Daraufhin wurden sie in ein objektives Spektrum gebracht. Sie schwammen stets nach dem Grün, verhielten sich also so wie ein total Farbenblinder, dem die Aufgabe gestellt würde, in einem objektiven Spektrum die hellste Stelle zu suchen. Auch die Berechnung von Helligkeitsgleichungen führte zu einer auffallenden Übereinstimmung der Fische mit einem total Farbenblinden. Hess meint nun, dass die Spektralabschnitte für die Fische auch einen ähnlichen Farbwert haben wie für einen total Farbenblinden, da sie doch auch einen ähnlichen Helligkeitswert haben. Die Fische würden demnach die Welt der Farben so sehen, wie ein total farbenblinder Mensch.

Aber auch diese geistreiche und sinnvolle Methode ist nicht ausreichend, um die Frage nach dem Farbensinn einer endgültigen Lösung zuzuführen. Denn es ist nicht ohne weiteres statthaft, vom Helligkeitssinn auf den Farbensinn zu schließen. Es muss die Möglichkeit zugegeben werden, dass selbst bei ähnlichem Helligkeitssinn verschiedener Farbensinn vorliegen kann. Die Helligkeit kann sich für uns ändern, wenn wir nur die Qualität (Farbe) ändern oder, wenn wir nur die Quantität (Intensität) ändern und die andere der beiden Komponenten unverändert lassen. Einer Veränderung der Helligkeit muss also nicht eine Veränderung der Farbe parallel gehen und einem veränderten Helligkeitssinn nicht ein veränderter Farbensinn.

Im wesentlichen finden wir überall, wo man den Farbensinn einer Prüfung unterzog, den gleichen Fehler; immer war man geneigt, sei es bewusst oder unbewusst, aus dem Helligkeitssehen auf das Farbensehen zu schließen.

Neuerlich hat V. Bauer versucht, das Problem des Farbensinnes zu lösen und unter anderem gefunden, dass Fische aus der blauen Hälfte eines Aquariums auch dann nicht in die rote Hälfte gehen, wenn erstere ganz verdunkelt wird. Dieser Versuch würde einen einwandfreien Beweis darstellen, wenn nicht Hess, der sehr genau und mit großer Findigkeit gearbeitet hat, gerade das Gegenteil angeben würde, nämlich, man brauche nur die Helligkeit des Rot so zu erhöhen, dass es von einem total Farbenblinden heller als alle anderen Spektralabschnitte gesehen werde, und man hat alle Fische sofort im Rot; andererseits verteilen sie sich gleichmäßig im ganzen Aquarium, wenn mit Ausnahme von Rot alles verdunkelt wird.

Besonders ist zu betonen, dass unsere Aufmerksamkeit bei der Untersuchung des Farbensinnes der Tiere vorläufig darauf gerichtet sein muss, ob die Tiere überhaupt Farben unterscheiden, oder besser, ob Licht von verschiedener Wellenlänge verschiedene Reaktionen auslöst, nicht aber, wie die Tiere eine Farbe sehen. Darum trifft

es nicht den Kernpunkt, wenn Hess gelegentlich äußert, aus der von Graber gefundenen Tatsache, dass helleliebende Fische aus einem helleren Rot ins dunklere Blau gehen, könne man nicht entnehmen, wie sie das Blau sehen. Während wir mit der Untersuchung des Verhaltens gegen verschiedene Wellenlängen auf physiologischem Gebiete bleiben, kommen wir mit der Frage nach dem „wie" in die Psychologie. Ganz davon abgesehen, dass wir schwerlich jemals mit Aussicht an die Untersuchung, wie ein Fisch das Blau sieht, werden herangehen können, müssten wir jedenfalls zunächst wissen, ob er es überhaupt sieht; das heisst für uns vorläufig nichts anderes, als ob er bei dieser bestimmten Wellenlänge eine charakteristische Reaktion zeigt. Solange wir das nicht wissen, ist die andere Frage nicht diskutabel und das fortwährende Hereinziehen psychologischer Gesichtspunkte und Begriffe hat eine nicht genug zu beklagende Verschleierung des eigentlichen Problems im Gefolge gehabt. Ein deutlicher Beweis dafür ist z. B. die unklare Stellung, die seit jeher der Begriff „Helligkeit" eingenommen hat. Helligkeit ist ein Begriff, der viel mehr in die Psychologie als in die Physiologie gehört. Dort bezeichnet er eine Empfindung, aber was sollen wir hier damit anfangen, wo wir es nicht mit Empfindungen, sondern mit Reaktionen zu tun haben? Wahrscheinlich ist, dass die Helligkeitsempfindung gewissermaßen als Resultierende von Intensität und Farbe zu betrachten ist, aber sicher ist, dass es sich für die Erforschung des Farbensinnes der Tiere als ganz unbrauchbar erweist, wenn man der Farbe immer die Helligkeit statt der Intensität entgegenstellt. Helligkeiten können wir auf objektivem Wege weder erzeugen noch bestimmen, während wir Wellenlängen und Intensitäten nach objektiven Maßen berechnen können. Nur, wenn wir bei allen Versuchen auf diesen beiden Begriffen basieren, wird eine klare Fragestellung möglich sein.

Mittels einer Methode, durch welche sich der Faktor Helligkeit so gut wie ausschalten ließ, gelang es K. v. Frisch[1]), endgültig die Frage nach dem Farbensinn, wenigstens für die Fische und soweit wir überhaupt an eine Lösung denken konnten, zum Abschluss zu bringen.

Die Ellritze (*Phoxinus laevis*) besitzt die Fähigkeit, bei wechselnder Helligkeit des Untergrundes die Helligkeit, bei wechselnder Farbe des Untergrundes die Farbe des Körpers dem Untergrunde anzupassen; ersteres nach einigen Sekunden, letzteres nach einigen Stunden. Da blinde Ellritzen dies nicht können, so liegt der Beweis vor, dass diese Pigmentierungsänderungen durch die Netzhaut vermittelt werden.

Bringt man von zwei gleich hellen Tieren das eine auf Grau, das andere auf Gelb, so kann man die dazu verwendeten Papiere in ihrer Helligkeit so wählen, dass die Helligkeit beider Ellritzen sich nicht ändert, auch wenn sie vertauscht werden. Mit anderen

1) Über den Farbensinn der Fische; in: Verhandlungen d. Deutschen Zool. Ges., 1911.

Worten, die beiden Papiere haben für die Ellritze gleichen Helligkeitswert und es fällt infolgedessen für die weitere Untersuchung der Faktor Helligkeit aus.

Während die auf grauem Papier befindliche Ellritze ihre Farbe nie ändert, bekommt die über gelbem bald (nach Stunden) einen gelben Stich, ein Beweis dafür, dass die Papiere außer dem Helligkeitswert auch noch einen Farbwert für die Fischnetzhaut haben.

v. Frisch schließt daher mit Bezug auf Hess: „... Vielleicht aber trifft man das Richtige, wenn man den Fischen einen Farbensinn zuschreibt, der in bezug auf die Helligkeit, in welcher die Spektralfarben erscheinen, von dem des Menschen abweicht."

Jedenfalls ist damit bewiesen, dass neben der Intensität der Farbe die Farbe selbst als solche eine Wirkung auf die Netzhaut ausübt, die sich von der Wirkung der Intensität unterscheidet.

Da die Chromatophorentätigkeit durch die Netzhaut geregelt wird, so steht die Wirkung verschiedener Wellenlänge des Lichtes auf die Fischnetzhaut außer allem Zweifel. Sollte man dieses differente Verhalten der Netzhaut gegenüber Licht nicht als Farbensinn gelten lassen, so schließt man damit die Möglichkeit aus, über diese Frage überhaupt zu disputieren. Denn ob die Tiere bei den oben besprochenen Phänomenen bewusst oder unbewusst reagieren, ob sie verschiedene Farbenempfindungen haben, d. h. ob den verschiedenen Reaktionen nicht nur verschiedene Empfindungen überhaupt, sondern verschiedene Farbenempfindungen entsprechen, ist ganz belanglos; diese Fragen können wir überhaupt nicht in Erwägung ziehen, da wir in das Bewusstseinsleben der Tiere nur auf indirektem Wege, durch Vermittlung ihrer Reaktionen, Einblick bekommen, und wir müssen auf jeden Fall das differente Verhalten gegenüber verschiedenen Wellenlängen, sobald es eindeutig bewiesen ist, als Farbensinn bezeichnen, ohne darauf Rücksicht zu nehmen, ob diesem verschiedenen Verhalten verschiedene Bewusstseinsvorgänge, und ob ihnen überhaupt Bewusstseinsvorgänge parallel gehen.

Ich glaube also, niemand wird sich mehr der Erkenntnis verschließen können, dass die Fische tatsächlich Farbensinn besitzen, nachdem v. Frisch in eindeutiger Weise eine auf Farbänderung erfolgende Reaktion festgestellt hat.

Das Wesen der Bergkrankheit und ein seltener Fall derselben.

Mitgeteilt von H. Kronecker (Bern).

Jourdanet fand im Jahre 1863, dass die Bewohner der über 2000 m hohen Plateaus von Südamerika an „Anoxyhémie hypoglobulaire" oder an „Anoxyhémie barométrique" leiden. Bei letzterer Affektion schwäche der verminderte Sauerstoffdruck die Verbindung dieses Gases mit den roten Blutzellen. Paul Bert suchte 1878 Jourdanet's Anschauung experimentell zu begründen. Am Schlusse

seines umfangreichen Werkes „La pression barométrique“ stellt er auf S. 1153 folgende Sätze auf: A. Der verminderte Atmosphärendruck bedroht die lebenden Wesen mit Asphyxie, nur aus dem Grunde, weil die verminderte Sauerstoffspannung in der Atmungsluft ihrem Blute Sauerstoff entzieht (Anoxyhémie). B. Die Druckverminderung kann man unschädlich machen, wenn man der verdünnten Luft soviel Sauerstoff zusetzt, dass dessen Partiardruck dem normalen gleich wird.

Ähnliche Anschauungen vertreten Zuntz und seine Mitarbeiter.

A. Löwy nimmt als Ursache der Bergkrankheit „die Schwierigkeit genügender Sauerstoffaufnahme infolge der Luftverdünnung“ an.

N. Zuntz, der mit seinen Arbeitsgenossen Besteigungen und Ballonfahrten zum Studium der Bergkrankheit ausgeführt hat, kommt zu dem Schlusse: „Eine qualitative Veränderung der Oxydationsprozesse, sich äußernd in einer Erhöhung der respiratorischen Quotienten, beginnt in einer Höhe von etwa 4000 m; die Höhengrenze ihres Eintritts verschiebt sich individuell und zeitlich.“

Angelo Mosso erklärte als Ursache der Bergkrankheit „die Herabsetzung des Kohlensäuregehaltes vom Blute“. Er begründete seine Theorie — der Akapnie — wesentlich durch die Ergebnisse der Versuche von Fränkel und Geppert, sowie von Hüfner. Denn es ändert sich die Sättigung des Blutes mit Sauerstoff noch nicht in Höhen, die diejenigen, in welchen die Bergkrankheit auftritt, weit übersteigen.

Ich bin seit 1894 durch sehr zahlreiche Versuche, namentlich durch oft sehr unangenehme Experimente an mir selbst, zu der Überzeugung gekommen, dass nicht Mangel an Sauerstoff in der Atmungsluft, sondern Störung des Lungenkreislaufs durch verminderten Luftdruck die wesentlichen Erscheinungen der Bergkrankheit veranlasst.

Die Bergkrankheit befällt manche Menschen schon in Höhen, wo die Anoxyhämie, auch von Paul Bert, nicht angenommen wurde.

Löwy sagt „Aus mangelhafter Sauerstoffversorgung, noch dazu in Verbindung mit einem erhöhten Sauerstoffverbrauche wird sich ein sehr schneller Abfall der Sauerstoffspannung in den Lungenalveolen und eine Einstellung derselben auf ein sehr niedriges Niveau ergeben. Unter diesen Umständen werden pathologische Erscheinungen noch früher als in meinen Versuchen auftreten müssen und es wird sich leicht ereignen können, dass sie schon bei einem Barometerdrucke von ca. 500 mm Hg gleich einer Höhe von 3300 m zur Beobachtung gelangen. 500 mm Hg ist ungefähr die Grenze, bei der in Paul Bert's Versuchen der Sauerstoffgehalt des Blutes zu sinken begann, und ca. 3300 m Höhe stellt die geringste Erhebung dar, bei der die Bergkrankheitssymptome zur Beobachtung gelangten“ („Die Respiration und Zirkulation bei Änderung des Druckes

und des Sauerstoffgehaltes der Luft." Berlin, bei Hirschwald, 1895, S. 100).

In meiner Abhandlung „Die Bergkrankheit" in dem Sammelwerke „die Deutsche Klinik am Eingange des 20. Jahrhunderts" habe ich über Anfälle von Bergkrankheit selbst auf geringen, passiv erreichten Höhen berichtet.

Dr. Marti, Arzt der Arbeiter an der Jungfraubahn, hat auch Pensionäre des Scheidegg-Hôtels beobachtet. Folgende Krankengeschichte ist besonders charakteristisch. — Eine junge Dame aus Düsseldorf war von ihrem Arzte nach der Wengernalp geschickt worden, um ihre Chlorose zu heilen, welche den üblichen Mitteln und Bädern widerstanden hatte. Während der ersten Nacht auf der Höhe (1885 m) empfand sie beständig solche Beängstigungen mit Herzklopfen und Atemnot, dass sie ärztliche Hilfe suchte. Dr. Marti fand sie im Bette halb aufgerichtet, mühsam atmend. Sie hatte das Gefühl, als ob ihr die Brust von einem eisernen Ringe zusammengeschnürt würde; dabei rheumatoide, stechende und ziehende Schmerzen im Bereiche des 8., 9. und 10. Interkostalraumes; Kopfschmerzen, Herzklopfen, Appetitlosigkeit, Obstipation, Fiebergefühl; allgemeine Schwäche; Zittern der Hände nach wenigen Bewegungen. Der objektive Befund ergab: 104 Pulse, ganz weich und klein, 26 oberflächliche Respirationen; 37,2° Achselhöhlentemperatur; Lungen und Herz normal; Haut und Schleimhäute sehr blass.

Vor mehreren Jahren erstieg ein Berner Herr mit seiner Gemahlin beide rüstig, ohne viele Mühe, den Niesen (2366 m), um im Wirtshause, nahe dem Gipfel den Sonnenaufgang zu erwarten. In der Nacht erwachte die Dame mit heftigen Beklemmungen. Sie sprang auf, trank Tee, ohne Linderung zu verspüren. In Herzensangst bat sie ihren Gemahl, sie vom Berge herunter zu bringen. Träger waren nicht zu haben. Der Herr schleppte sie ein Stück herab. Jede paar Schritte musste Halt gemacht werden. Beide befürchteten, dass sie einem Herzschlage erliegen werde. Als sie aber ein paar hundert Meter tiefer gelangt waren, besserte sich ihr Befinden, so dass sie, frühmorgens, in leidlichem Zustande nach Wimmis kam. Als sie, heimgereist, ihren Arzt konsultierte, diagnostizierte dieser: Insuffizienz der Zipfelklappen, wovon er bei früheren Untersuchungen nichts bemerkt hatte. Die Dame besuchte verschiedene Kurorte. Ein Jahr später fand ihr Arzt, zu aller Erstaunen, das Herz gesund. — Ich habe sogar schon in der Höhe von 1700 m, während unseres Aufstieges zur Wengernalp, bei einer gesunden Frau einen ausgeprägten Anfall von Bergkrankheit beobachtet. Der ohnmachtähnliche Zustand wurde nach viertelstündigem Ruhen gelindert, so dass wir sehr langsam bis zum 100 m höheren Wengernalp-Hôtel gehen konnten. Die Nachtruhe war ihr durch Beklem-

mungen gestört. Am Morgen war das Befinden der Dame gut, der Aufstieg zur Scheidegg mühelos.

Ausführlich und anschaulich beschreibt Tschudi (Reiseskizzen in Peru 1846) die Symptome der Bergkrankheit: Schwindel, Ohrensausen, Trübsehen, Ekel, Gefühl von Oppression, Kopfschmerzen. Diese Erscheinungen treten auch bei Reitenden auf; stärker bei Fußgängern.

Herr Wertheim, Ingenieur an der peruanischen Zentralbahn, berichtete: „Sorroche fällt die meisten Menschen auf 3000 m an. Die Symptome sind: Herzklopfen, Kopfweh über den Augen und Durst. Das Atmen ist etwas bedrängt; aber selten dauert das Unwohlsein über einen Tag".

Dr. Guglielminetti, ein damals junger, kräftiger Arzt und erprobter Bergsteiger, schrieb mir im August 1891 vom Observatorium Vallot, am Montblanc (4400 m): „Nach dem Aufstiege fühlten wir uns etwas ermüdet, aber ich hatte noch Lust auf den Gipfel zu gehen . . . Bald begannen leichte Kopfschmerzen . . . Mir wurde es in der Hütte mit jeder Stunde unangenehmer . . . Ich musste die am Mittag genossene Suppe erbrechen. Kopfschmerz nahm zu und bei den leisesten Anstrengungen Herzklopfen und Atemnot. Nach schlafloser Nacht waren Kopfschmerz, Herzklopfen und Atemnot eher schlimmer, zumal bei leichten Bewegungen: Ankleiden.

Am dritten Tage stellte sich leichter Appetit ein, aber keine Lust zur geringsten Arbeit (photographieren). Am 4. Tage stieg ich zur Spitze (4810 m). „Meine Beine waren schwer wie Blei, Atemzüge mühsam . . . Abends kam ich zur Hütte zurück . . . ohne Fieber, aber mit heftiger Atemnot. Sauerstoffatmung half nicht. Die Nacht schliefen wir alle ordentlich.

Herrn Dr. Guglielminetti löste am 30. August Dr. Jacottet aus Chamonix ab. Dieser stieg am 1. September auf den Gipfel des Montblanc. — Am 2. September litt er schwer an „soulevement du coeur". Nach Fieberfrost stellten sich um 4 Uhr leichte Delirien ein und hohe Atemnot, bei frequentem Pulse. Gegen 6 Uhr begann er zu röcheln und starb nach Mitternacht an Lungenödem.

Dr. Wisard fand bei dem Toten, Cyanose der Lippen, des Gesichts und der Gliedmaßen. Sehr starke Kongestion in den Meningen; mit Blut überfüllte Piagefäße. Die Lungen violett gefärbt, geschwellt, starr; enorme Kongestion in beiden Lungen, beträchtliches Ödem; die Bronchien voll Schaum.

Ein ungewöhnliches Symptom bemerkte Alexander von Humboldt bei zwei Versuchen, den Chimborazo zu besteigen, in der Höhe von etwa 5800 m: außer Atemnot, Brechneigung und Schwindel — Blutungen aus Zahnfleisch und Lippen, sowie Hyperämie der Konjunktiven. Ähnliches meldete er von seinem Begleiter auf dem Antisana (5527 m).

Nach dieser Übersicht der Theorien und Symptome der Bergkrankheit dürfte der folgende seltene Fall besonderes Interesse beanspruchen.

Ich verdanke diese Mitteilung dem Vorsitzenden der Sektion Berlin des Alpenvereins, Exzellenz Dr. von Schulz-Hausmann.

Frau von X. aus Berlin, eine begeisterte Freundin der Alpen, die in mittleren Höhen leicht und andauernd zu steigen vermag, gab uns folgenden Bericht: „Nach längerem Aufenthalte in Pontresina fuhren wir am 20. August 1910 bis Zermatt, wo wir gegen 1 Uhr ankamen. Das Wetter war herrlich, der Himmel wolkenlos, tiefblau. Deshalb entschlossen wir uns, schon mit dem 1 Uhr 50 Minuten-Zuge auf den Gorner Grat zu fahren. Bis Riffelalp ging alles gut, doch bald nachdem der Zug diese Station (2113 m) verlassen hatte, überfiel meine Glieder eine bleierne Schwere. Ich wünschte meine Stellung und meinen Sitz zu verändern, merkte jedoch, zu meinem Erstaunen, dass meine Beine, dann auch meine Arme, mir nicht gehorchten. Meine linke Hand war starr und tot, gänzlich blutleer — weiß; sogar die Nägel verloren ihre Farbe. Ich saß ganz still, wollte nichts merken lassen; da aber auch mein Kopf litt und das Herz arg arbeitete, sah mich mein Mann erschrocken an. Nur langsam und sehr mühsam konnte ich sprechen und ihm erklären, wie mir sei. Seine Angst um mich tat mir sehr leid; aber es wurde schlimmer: Meine ganze linke Seite, von der Schulter bis zu den Zehen, starb mir ab, meine linke Hand war tot und starr. Ich sah sie, mitleidig, so steif liegen und es kam mir wohl der bittere Gedanke, „wenn das so bliebe“! Oben auf der Station Gorner Grat (3102 m) tat mir die Luft ganz gut. Wir stiegen mühsam aus; ich saß, aber doch recht elend, auf einem Stuhle. Heißer Tee war anregend. Ich überwand nach und nach die innere Unruhe, so dass ich mit meinem Manne sogar die unvergleichliche Rundschau genießen konnte. Aber Arm und Hand blieben steif. Das linke Bein schleppte ich nach. Um 5 Uhr fuhren wir wieder hinab. An derselben Stelle, wo mich der eigentümliche Zustand befallen, wich er allmählich, und ich kam in Zermatt zwar müde, aber ganz normal an.

Drei Tage danach gingen wir, nachmittags, zum Schwarzsee-Hôtel, um dort zu übernachten; kamen bei prachtvollem Mondscheine dort an. Am nächsten Morgen (5 Uhr) erlebten wir einen bezaubernd schönen Sonnenaufgang. Wir verließen um 6 Uhr das Hôtel und erreichten nach 3 Stunden die alte Matterhornhütte.

Auf dem Wege nach dem Schwarzsee-Hôtel befiel mich ein dem ersten ähnlicher, nicht so stark auftretender Anfall, der aber in Appetitlosigkeit und Ekel vor jeder warmen Speise endete, so dass ich das sehr gute Diner hungrig verließ. Auf dem Wege zur

Matterhornhütte (3298 m) am nächsten Morgen war ich munter, wie ein Fisch im Wasser.

2 Tage später gingen wir, zu Fuß, bei heißem Prachtwetter, auf den Gorner Grat und hinab nach Zermatt. Dabei war ich sehr munter, abgesehen von etwas Herzklopfen und dumpfem Gefühle im Ohre. Mein Schlaf war, sowohl in Pontresina wie in Zermatt, vorzüglich. Ich will bemerken, dass ich nicht „links" bin, jedoch an steilen Abhängen an Schwindel leide."

Dieselbe Dame erlitt, wie mir mitgeteilt wurde, im letzten Sommer — wiederum auf dem Wege zum Schwarzsee-Hôtel — einen ähnlichen Anfall. Die Erscheinungen waren zwar schwächer, aber es trat wiederum eine teilweise Lähmung der linken Körperseite ein.

Herr Imfeld hat bei Dr. Jaccottet, vor dessen Tode, Lähmungen von Hand und Zunge bemerkt.

Glaisher berichtet in seiner 1871 publizierten: „Travels in the Air", dass in der Ballongondel, bei 6000 m Höhe, seine und seines Begleiters Arme und Beine vorübergehend gelähmt waren.

Auch Tissandier erzählt (1875), dass in der Höhe von 7500 m seine Zunge und Arme gelähmt waren, bevor er das Bewusstsein verlor. Der Ballon sank. Croce Spinelli und Sivel lagen tot in der Gondel, mit dunkelblauen Gesichtern, ihre Mundhöhlen voll Blut. — Sonst habe ich keine Berichte über Lähmungen auf Höhen gefunden.

Solche Erfahrungen sind kaum vereinbar mit der Vorstellung, dass die Bergkrankheit ein Erstickungsleiden sei.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich den Bericht eines in Bern studierenden Kandidaten der Medizin (Herrn Scabell) anführen. Dieser große, kräftige Mann besitzt eine so mächtige Atmungskapazität, wie ich sie bisher nicht beobachtet habe.

Er vermag aus seinen gefüllten Lungen während einer Ausatmung $6^1/_2$ Liter Luft zu liefern. Dennoch hat er einen Anfall von Bergkrankheit erlitten, über den er mir in folgender Mitteilung berichtet.

Am 28. Juli 1907 waren wir, zu zweit, im glühenden Nachmittagsbrande, meist über schattenlose Alpweiden, gegen den Moléson (2006 m) angestiegen. Um unsern peinlichen Durst zu stillen, hatten wir uns über die Milchvorräte der letzten Sennerei hergemacht, und waren dabei recht überschwänglich verfahren. Auch der Zieger mundete vorzüglich. Nach solcher Mahlzeit ging es nun allerdings langsamer vorwärts; doch waren wir ohne alle Eile vor Sonnenuntergang auf dem Gipfel. In voller Gesundheit und fröhlichster Stimmung konnten wir uns dem grandiosen Naturschauspiele hingeben. Wunderbar berührte uns das Farbenspiel der Dämmerung, so dass wir uns kurz entschlossen, eine Julinacht in solcher Um-

gebung kennen zu lernen. Konnte man es sich doch auf dem allenthalben bereiten Rasen recht bequem machen.

Da brach die Finsternis herein: aber wunderbar lau und einschläfernd. Wir legten uns und starrten in den sternübersäten Himmel, wo man die Ewigkeit zu schauen meinte. Unsere Müdigkeit wuchs; bleiern fielen die Lider — aber kein Schlaf! Wir hielten uns recht ruhig; kein Laut um uns her — aber in unserer Brust ein Hammerwerk, das um so intensiver arbeitete, je mehr wir darauf achteten. Dazu stellte sich allmählich allgemeines Unwohlsein ein: Unmut, drückender, dumpfer Kopfschmerz, Atembeschwerde, die zu öfterem, tiefem Atemholen reizte. Wir rafften uns schließlich auf, machten uns Bewegung und beschlossen, im damals beliebten Turnsystem „Müller“ unser Heil zu suchen. Ganz vorübergehend schien es zu nützen, dann aber verschlimmerte es unseren Zustand. Selbst die Pracht des aufgehenden Mondes erfreute uns nicht. Apathisch sahen wir dem Sonnenaufgange zu. Widerwillen gegen Nahrung und Schwindelgefühl belästigten uns.

Dann stiegen wir ab, wobei wir anfangs auf dem simplen Wege uns energisch zusammennehmen mussten, um keinen Fehltritt zu tun.

Als wir zu der Baumgrenze (etwa 1700 m) gelangten, war unmerklich, zu unserem größten Erstaunen, jegliches Unwohlsein geschwunden.“

Wie wesentlich verschieden sind solche Erkrankungen von Anfällen der Atemnot durch Sauerstoffmangel! Die Bergkrankheit entsteht durch Störung des Lungenkreislaufs, vergeht, sobald der Atmosphärendruck in den Lungen (kleiner Kreislauf) und auf die Blutgefäße im übrigen Körper (großer Kreislauf) ausgeglichen ist.

W. Kolle u. H. Hetsch: Die experimentelle Bakteriologie und die Infektionskrankheiten mit besonderer Berücksichtigung der Immunitätslehre.

3. Aufl., gr. 8°, 2 Bde., 968 S., 98 mehrfarbige Tafeln, 190 Abbildungen im Text. Urban und Schwarzenberg, Berlin und Wien 1911.

Die Verf. haben einige eng zusammengehörende Gebiete in ihrem Lehrbuch zusammengefasst, die sonst in kürzeren Lehrbüchern meist getrennt, oder aber in noch weiterem Rahmen entweder zu kurz oder, in Spezial-Handbüchern, zu ausführlich für die Zeit und die Wünsche von Nichtfachgelehrten dargestellt werden. Diese glückliche Umgrenzung hat neben den Vorzügen der Darstellung und der Ausstattung gewiss dazu beigetragen, dass ihr Buch in 5 Jahren schon die 3. Auflage erlebt. Aber es ist, entsprechend den außerordentlichen Fortschritten an gesicherten Ergebnissen, die die Wissenschaft von den Infektionskrankheiten im letzten Jahrzehnt gemacht hat, in den neuen Auflagen auch jedesmal wesentlich er-

weitert und zum Teil neu bearbeitet erschienen; so hat es jetzt etwa den doppelten Umfang der ersten Auflage bekommen. Es ist eingeteilt in 59 Vorlesungen und einen Anhang, wovon etwa ein Fünftel den allgemeinen Fragen über Infektion, Morphologie und Biologie der Erreger, Desinfektion, Immunitätslehre und Untersuchungsmethoden, vier Fünftel der speziellen, alle diese Fragen, den klinischen und den epidemiologischen Verlauf mitberücksichtigenden Behandlung der einzelnen Krankheiten gewidmet sind. Dabei sind nun die Protozoen als Infektionserreger so ausführlich behandelt, dass der Titel eigentlich als zu eng bezeichnet werden muss. Die einzelnen als Vorlesungen bezeichneten Kapitel bieten meist wesentlich mehr, als sich in einer Vorlesungsstunde behandeln lässt.

Das Werk ist nicht nur Ärzten und Medizinstudierenden, sondern auch Angehörigen anderer Wissenschaften, die sich über die menschlichen Infektionskrankheiten und ihre Erreger unterrichten wollen, sehr zu empfehlen. Infolge seiner Vollständigkeit, bei der auch sehr seltene oder noch wenig erforschte Krankheiten nicht übergangen sind, und der jedem Kapitel angefügten Literaturzusammenstellung entspricht es beinahe einem Handbuch und Nachschlagewerk, während es in der Darstellung, in der im wesentlichen nur die Auffassung der Autoren von den noch strittigen Fragen gegeben wird, den Charakter des Lehrbuches bewahrt. Die Ausstattung mit Abbildungen ist auch für moderne Ansprüche sehr reich zu nennen; die zahlreichen farbigen Bilder sind gegen die früheren Auflagen noch vermehrt und verbessert worden; sie sind, mit wenigen Ausnahmen, als wohlgelungen zu bezeichnen.

Werner Rosenthal.

H. Schmidt (Jena). Wörterbuch der Biologie.

Mit Abbildungen. Gr. 8. VIII u. 581 S. Leipzig. Alfred Kröner's Verlag. 1912.

Das Bedürfnis nach einem Wörterbuch, in welchem die heute gangbaren Begriffe, die technischen Ausdrücke u. s. w. der einzelnen biologischen Wissenschaften kurz erläutert werden, hat sich gewiss schon manchem aufgedrängt, der sich in diese Wissenschaften einarbeiten will, auch manchem Forscher, der bei seinen Studien einem derartigen Ausdruck begegnet, der nicht zu seinem eigenen Forschungsgebiet gehört. Der Verf. hat sich der Mühe unterzogen, diese Ausdrücke zusammenzustellen, mit fleißiger Benutzung der Literatur zu erläutern und durch gute Abbildungen zu veranschaulichen. Das ist ihm, soweit eine Durchsicht darüber ein Urteil gestattet, gut gelungen, wofür ihm der Dank aller derer gebührt, welche von seiner Arbeit Gebrauch machen werden. Die morphologischen und systematischen Gebiete der Biologie sind mit Umsicht berücksichtigt; weniger oder gar nicht findet man die physikalischen und die allgemein logischen Schlagwörter. Und doch hätte eine kurze, aber klare Erläuterung auch dieser Begriffe gewiss vielen von Nutzen sein können. Findet man doch leider, dass derartige Grundbegriffe wie Kraft, Arbeit, Energie und ähnliche selbst

bei hervorragenden Vertretern der biologischen Wissenschaften oft in falschem Sinne gebraucht werden. Vielleicht entschließt sich der Verf. bei einer Neuauflage des Werkes, auch diese Lücken auszufüllen. P.

E. Bresslau u. H. E. Ziegler. Zoologisches Wörterbuch.

Revidiert u. herausgegeben von H. E. Ziegler. 2. Aufl. 1. Liefer. Gr. 8. XXI u. 208 S. Jena. Gustav Fischer. 1911.

Denselben Zweck wie das vorher genannte Werk, nur in der etwas engeren Beschränkung auf Zoologie, Anatomie und Entwickelungsgeschichte verfolgt das Wörterbuch von Ziegler. Das Buch hat eine eigene Geschichte Angelegt wurde es von dem verstorbenen F. A. Krupp zu eigenem Gebrauch. Auf dessen Wunsch bearbeitete es dann E. Bresslau, dessen Arbeit, in wenigen Exemplaren gedruckt, nicht für den Buchhandel bestimmt war. Dann wurde es von E. Ziegler überarbeitet und erschien in dieser Form in 3 Lieferungen 1907—1910. Nun beginnt die neue Auflage mit der Ausgabe des 1. Heftes, welches bei dem Worte Elasipoden abbricht.

Herr Ziegler spricht sich in der Vorrede ausführlich über die befolgten Grundsätze bei der Auswahl der Artikel und die Einrichtung des Wörterbuchs aus, ferner über die Beigabe von Abbildungen, welche den besten einschlägigen Werken entnommen, zum Teil (die Abbildungen schematischer Art) von dem Herausgeber gezeichnet wurden. Ausführlich bespricht er die Grundsätze, welche für die Nomenklatur maßgebend waren, die Regeln für Orthographie, Aussprache und Betonung, teilt dann die wichtigsten zoologischen Systeme mit. So sorgfältig nach allen Richtungen überlegt, kann das Werk als ein nützliches Nachschlagebuch für das angehende Studium der Zoologie wie für Vertreter der anderen biologischen Fächer gute Dienste leisten. P.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof.- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Alphabetisches Namenregister.

A.

Abel 361. 387.
Abelsdorff 155.
Abderhalden 608.
Abney 226.
Ackermann 21 ff.
Aeschbacher 344.
Agassiz 357. 386. 763.
Alexieff 661.
Allen 261.
Alzheimer 472.
Anaxagoras 580.
Annandale 125. 552.
Archenegg, v. 362.
Aristoteles 580.
Arkin 254.
Arrhenius 751.
Artom 104.
Ascoli 605.
Assmuth 399.
Auer 222.
Awerinzew 668.

B.

Baer, v. 6. 387 ff.
Balfour 348.
Barfurth 350. 473.
Barthélemy 86.
Bateson 199 350. 655 756. 757.
Bauer 595. 769.
Baur, E. 543.
Baur, G. 361.
Bayliss 470. 507.
Beaumont 404.
Beddoe 311.
Behring 478.
Beijerinck 67. 86. 160.
Belajeff 274. 724.
Belogolowy, N. W. 588.
Benda 181.
Beneden, van 178.
Benedikt 253.
Bergh 531.
Berghs 263. 301.
Bernard, Claude 469.
Bernd 156.
Bert 771. 772.
Bertel 58.
Berthelot 66. 416.
Berthold 645. 722.
Bethe 437.
Beyerthal 310.
Biedermann 237. 474.
Bimmermann 237.
Birulja Bjalynitzki 250.
Bischoff 250.
Black 416.
Blainville 4.
Blankenhorn 318.
Blaringhem 197.
Blochmann 150 ff. 650. 695.
Bock 580.
Bohn 223.
Bond 253.
Born 580.
Borradaile 706.
Boulenger 41. 109.
Boveri 182. 192. 656.
Boyle 466.
Braem 108.
Branca 252. 320. 712 ff.
Brandt 85 ff. 743. 668.
Brauer 547.
Braun, Alex 645.
Brehm 21 ff. 345. 687.
Bresslau 779.
Breton 253.
Broca 252. 311.
Brocchi 357.
Bruchmann 724.
Bruck 478.
Brücke, E. v. 643.
Brunn, v. 537.
Brunnthaler 225 ff.
Buchner 186. 622.
Buddenbrock 109.
Bugnion 400.
Burr, Malcolm 125.
Burri 648.
Buschan 251.
Bütschli 156. 445. 645. 660. 690. 726.
Buytendijk 593 ff. 643.

C.

Calkins 139.
Calori 254.
Camper 743.
Candolle, de 416.
Cannon 223.
Capparelli 605.
Cardiff 265.
Carnoy 473.
Carthaus 318.
Carus 743.
Casamajor 472.
Castle 29 ff. 182. 194. 199.
Cattaneo 477.
Chagas 661. 689.
Chatton 681.
Chiarugi 249.
Chudzinski 255.
Chun 761.
Cienkowski 85. 668.
Ciuffo 605.
Claparède 342.

Claus 88.
Cohn 695.
Comolli 443.
Consiglio 237.
Cope 353.
Cori 90. 480.
Correns 199. 708. 757.
Costa Ferreira, da 311.
Crochley-Clapman 256.
Cunnigham 249. 254.
Cuvier 4 357. 388. 683.
Czapek 159. 318. 542.

D.

Dahl 738.
Dana 254.
Dangeard 651. 695.
Darwin 162. 297. 353. 391. 683.
Davenport 162. 203. 223.
Davidson 365.
Davis 266. 668.
Davy 416.
Delafield 323. 473.
Delage 585.
Deniker 251.
Densmore Hiram, D. 303.
Depéret 354.
Dercum 253.
Dexler 342.
Diener 355.
Dill 695.
Doflein 157. 321. 706.
Dohrn, Anton 192.
Dollo 358.
Doncaster-Rayner 757.
Downing 547.
Dozy 318.
Dreser 465.
Driesch 114. 710.
Dubois 319.
Duckworth 254.
Duesberg 181.
Dungern 617.
Düsing 583.

E.

Eberstaller 249. 256.
Ecker 438.
Edinger 12. 38. 331. 434.
Ehrlich, Felix 160.
Ehrlich, Paul 186.
Elliotson 478.
Emery 353 ff. 625 ff.
Empedokles 682.
Enderlein 752.
Engelmann 227. 645. 674.
Entz 87.
Epstein 676.
Erdl 438.
Erhard 472. 646.
Erlenmeyer 538.
Escherich 44 ff. 46. 394 ff. 425 ff. 601.
Escoyez 301.
Ettingshausen, v. 362.
Ewart 25.
Exner 373.

F.

Fahr 578.
Fallot 253.
Falz-Fein 22 ff.
Famintzin 86.
Faraday 215.
Farmer 265.
Ferrant 320.
Fick 164. 197.
Fiebrig 44.
Fisch 668.
Fischel 237.
Fischer, Alfred 293. 661. 673. 691.
Fischer, B. 58. 200. 203.
Fischer, E. 160. 222. 609.
Fischer, Martin H. 575.
Flaschman 254.
Flemming 237.
Flower 28.
Foà 321.
Förster 601.
Forbes 734.
Forel 48. 409. 598. 625.
Fraas 387.
Francé 122.
Fränkel 772.
Franz, Victor 1 ff. 33 ff. 150. 434 ff.
Frisch, v. 236 ff. 412. 595. 770.
Frischholz 139. 546.
Fritsch 438.
Froriep 21. 154.
Fuhrmann 160. 648. 691.

G.

Gadow 688.
Gaidukow 648.
Gallatin 21.
Galton 310.
Gamble 89.
Gardiner 706.
Gates 266 ff. 301.
Gaupp 738. 750.
Geddes 86.
Geerts 101. 266.
Gegenbaur 361.
Geoffroy 42.
Georgévitch 89.
Geppert 772.
Gerstäcker 743.
Gieson 151.
Giglio-Tos 417.
Gisborne 21.
Glaisher 776.
Goette 93. 358. 683. 763.
Goldschmidt 474. 754 ff.
Goroschankin 695.
Graber 113. 767. 768.
Graff, v. 86. 89.
Graham 416.
Grassi 321.
Gratiolet 256.
Green 46.
Grégoire 261 ff. 300. 766.
Gregory 266.
Greppin 331. 365 ff.
Grijs 236.
Grisson 217.
Groß, J. 161 ff. 193 ff.
Gruber 618.
Guglielminotti 774.
Guignard 258. 724.
Guttenberg 317.

H.

Haake 17. 37.
Hadzi 85. 108. 762.
Haeckel 14. 34. 158. 355. 391. 683.
Haecker, V. 498, 654.
Häcker 279. 709.
Hahn 28.
Haller, B. 38.
Hamann 87.
Hanel 211. 546.
Hansemann, v. 16.
Hansen 228.
Hansgirg 668.
Harper 253.
Hartlaub 759. 760. 764.
Hartmann 661. 689.
Hartwig 197.
Hatch 253. 777.
Haviland 403.
Heape 31. 177. 182.
Heidenhain 258. 508.
Heider 109.
Heim 399.
Hellriegel 66.
Hempelmann 687.
Henke 582.
Henry 66.
Hensen 646. 726.
Hering 237.
Herrick 438.
Hertwig, O. 19. 86. 157. 656.

Hertwig, R. 19. 56. 91. 138. 545. 708 ff.
Hertz 215 ff.
Hess 768.
Hesse 170.
Heyer 400.
Hilaire, de Saint 683.
Hindmarsch 21.
Hippokrates 580.
Hirsch-Tabor 435.
Hirschfeld 617.
Hitzig 342.
Höber 575.
Hoernes 353. 385.
Hoff, van't 576.
Hoff, v. 357.
Hofmeister 645.
Holm 435.
Holmgren 400. 429. 474.
Home, E. 743.
Horn 400.
Hornaday 24.
Hoyer 237.
Hoyt 725.
Hrdlicka 255.
Huber, Peter 408.
Hubrecht 248.
Huefner 772.
Humboldt, A. v. 774.
Hunter 250.
Huschke 249.
Husen, Ebba v. 150.

I.

Ikeno 724.
Imhof 156.
Immisch 614.
Israel 614.
Issatschenko 450.
Iwanoff 21 ff.

J.

Jacobi 251.
Jacobsen 696.
Jaekel 355.
James 342.
Janet 630.
Janicki 321 ff.
Jennings 12. 211. 648. 653. 674. 696.
Jerusalem 501.
Jhering, v. 44. 400.
Johannsen 208 ff. 655. 754. 756.
Jordan 29. 682.
Jordan, H. 17. 111.
Jost 648. 695.
Jourdanet 771.
Juel 258.
Julin 178.

K.

Kallius 152.
Kanitz 416. 752.
Kant 683.
Kapfberger 620.
Kappers 442.
Karnatz 580.
Karplus 254.
Karsten 668. 735.
Kassowitz 342.
Kate, ten 254.
Keeble 89.
Keller 236.
Kelvin, Lord 416.
Kemnitz, v. 473.
Kennel, v. 475.
Keysselitz 676.
Kirchner 695.
Klaatsch 248.
Klausner 478.
Klebs 645. 661. 689.
Klein 695.
Kleiner 170.
Knauthe 238.
Kner 386.
Koch 74. 254.
Koch, W. 138. 545 ff.
Koelitz 547.
Kölliker 379.
Körnicke 286. 689.
Kohl 45.
Kohlbrugge 248. 309 ff.
Koken 385.
Kolle 777.
Kollmann 248.
Koltzow 726.
Korschelt 109. 761.
Kowalewsky 358. 580.
Krapfenbauer 139. 546.
Krasan 362.
Krausse 124.
Kretz 478.
Kronecker 771 ff.
Krückmann 154.
Krumbach 760. 767.
Kruse 159.
Kuckuck 722.
Kühn 109. 763.
Kühne, W. 186.
Kükenthal 361.
Künstler 702.
Kuschakewitsch 530 ff. 581.
Küster 476.

L.

Laar, van 468.
Lagerberg 264.
Lamarck 683.
Lams 530.
Landois 582.
Lang 109. 167 ff. 193 ff. 776.
Langhans 710.
Langley 227. 505 ff.
Lapicque 249.
Lawson, Anstruther A. 300.
Leche 192.
Legge 254.
Lejard-Reignault 254.
Lemmermann 650. 661.
Lendenfeld 88.
Lenhossek 40. 646.
Lewis, F. L. 223.
Lewis, J. M. 266.
Lidforss 724.
Liebe 200.
Liebermann, L. 516.
Liebermann, P. v. 459 ff. 500 ff.
Liebig 188. 584.
Liesegang 445.
Limon 55.
Linden, Gräfin v. 643.
Linné 4.
Liro 449.
Lloyd 253.
Loeb 223. 585.
Löffler 661. 691.
Loewy 772.
Lomer 310.
Lubbock 636.
Lubimenko 264. 449. 481 ff.
Lubosch 738.
Luciani 434.
Ludwig 469.
Lüderitz 17.
Luja 399.
Lundegårdh 264.
Lutz 677.
Lyell 358.

M.

McClung 708.
Maige 264.
Malpighi 677.
Manassein, Marie 186.
Mangan, J. 88.
Manouvrier 253. 313.
Marchand 250. 314.
Marcusen 438.
Marion 359.
Mariotte 466.
Marshall 254. 687.
Marti 773.
Martins Mano 301.
Mathison 501. 515.
Matiegka 250. 310.
Maurizio 542.

Mayer, H. 651.
Meckel 749.
Medigreceanu 622.
Mendel 161. 171 ff. 194 ff. 543. 655. 756.
Mercier 677.
Merck 181.
Merton 695.
Merzbacher 380.
Metzner 528.
Meves 530.
Meyer, A. 695.
Michaelis 617.
Miehe 732.
Migula 695.
Milani 55.
Minchin 326.
Mingazzini 249.
Miyake 261.
Modrakowski 471.
Molisch 446.
Monakow 373.
Monteverde 449. 481 ff.
Moore 265.
Mordwilko 766.
Morgan 342. 346. 757.
Moritz 474.
Moroff 87. 144.
Mosso 772.
Mottier 265.
Müller 158. 760. 764.
Müller-Thurgau 479.
Munk 434.

N.

Näcke 252. 314.
Naegeli 6. 188. 445. 645. 695. 704.
Nathansohn 61. 317.
Naumann 345.
Nawiasky 160.
Neger 49.
Nekrassoff, 759.
Němec 539.
Neubauer 610.
Neumayr, Melchior 356. 388.
Nietner 400.
Nieuwenhuis 45.
Noack 27.
Nussbaum 139. 545.

O.

Ochsenius 389.
Oeffinger 438.
Oerstedt 227.
Ohm 216.
Oken 682.
Oltmanns 227. 318. 676. 695.
Oppenheimer 160.
Oppenvorth 318.
d'Orbigny 357.
Orschansky 589.
Osborn 358.
Ostwald 342. 416.
Overton 261. 543. 576.
Owen 387.

P.

Pallas 548.
Papanicolau 81 ff.
Parchappe 311.
Parker 236. 253.
Parreidt 153.
Pascher 231. 668.
Pasteur 186.
Pauly 122.
Pawlow 469.
Pearson 213.
Pelletier 310.
Penzig 479.
Perrin 677.
Petch 426.
Pfeffer 296. 576. 645 ff. 695.
Pfitzner 165. 311.
Pflüger 580.
Phöbus 478.
Pincussohn 608.
Pieper 90.
Plate 6. 34. 162. 172 ff. 192. 197 ff. 565.
Plenge 645.
Plinius 580.
Ploss 582.
Poisson 466. 581.
Polimanti 222.
Poljakoff 26.
Popoff 569.
Portier 59.
Pouchet 593.
Pratt 88.
Pringsheim 62. 65 ff. 160. 543. 645. 695.
Prowazek 329. 695.
Prowazek, v. 475. 661. 726.
Przewalsky 27.
Przibram 346.
Pütter 229.
Purkiňe 646.

Q.

Quajat, E. 113.
Quincke 445.

R.

Rabl 155. 750.
Radl 222.
Rafinesque 21.
Ramsay, William 416.
Rapp 743.
Ratzel 444.
Reich 357.
Reichensperger 596 ff.
Reichert 660. 691 ff.
Rettig 44. 48. 736.
Retzius 250. 310. 316.
Rey 688.
Rhorer, v. 468.
Ribbert 476.
Richard 59.
Richter, Osw. 316.
Rickert 5 ff.
Ries 500.
Rijnberk 595.
Robertson 326.
Röhmann 473.
Rösel 548.
Romeis 183.
Rona 617.
Rosa 354.
Rosenberg 263.
Rosenthal, J. 159. 185 ff. 214. 373. 501.
Rosenthal, W. 63. 788.
Rostafinski 695.
Rothert 653.
Roux 165.
Rüdinger 249.
Rüppel 42.
Russo 29 ff. 51 ff. 177 ff.
Rutot 357.

S.

Salensky 27.
Saporta 359.
Scabell 776.
Schäfer 515.
Schaffner 266.
Scharfenberg, v. 709. 766.
Schaudinn 87. 668.
Schenk 580. 601.
Schiemenz 531.
Schilling 616.
Schimmer 628.
Schimper 46.
Schivago 677.
Schmid, Bastian 538.
Schmidt, H. 778.
Schmidt, Joh. 435.
Schöndorff 472.
Schröder 203.
Schultz, E. 546.
Schulz, F. N. 528.
Schulz-Hausmann, v. 775.
Schupp 400.
Schuster 253.
Schwalbe 248.
Schwann 384.

Schwarth 320.
Schweinfurth 51.
Sećerow 114ff. 352.
Sekera 89.
Selenka 499.
Selenka, Lenore 318.
Seligo 650.
Seligson 582.
Semon 758.
Senn 651.
Sergi 249.
Sernoff 250.
Settegast 21.
Shibata 724.
Shove 265.
Shull 757.
Siebold 530.
Siedentopf 648.
Silvestri 321. 628.
Simroth 201ff.
Sjöstedt 45. 752.
Sleeswijk 614.
Sobotta 178.
Sokolowsky 10.
Sömmering 150.
Spencer 16.
Spitzka 251. 312.
Splendore 677.
Stahl 227ff.
Standfuß 163 174ff. 194ff.
Staratt 236.
Starling 470. 501. 528.
Steenstrup 387.
Steiner 441.
Steinmann 355. 385.
Stephan 26.
Stiasny 89.
Steuer 480.
Stomps 257ff.
Strasburger 258ff. 541. 645. 668. 695. 757.
Strassen, zur 687.
Strümpell, v. 256.
Suchetet 21ff.
Süß, E. 365. 385.
Surface 757.
Sutkowsky 582.
Swarczewsky 677.
Sypkens 299.

T.

Taguchi 251.
Tannreuther 109.
Tappeiner, v. 191.
Tearl 757.
Thuret 722.
Thury 580.
Tiedemann 254.
Tigerstedt 310.
Tissandier 776.
Tizzoni 477.
Tomasini 237.
Topinard 250. 313.
Toppe 547.
Tower 172. 201ff. 755.
Trendelenburg 86.
Treub 734.
Trinci 768.
Trommer 218.
Trouessart 28. 205.
Tschudi 774.

U.

Uhlig 388.
Ule 44.
Ulehla 645. 657. 689ff. 721ff.
Uhlenhuth 767ff.
Unger 695.
Urano 578.
Üxküll-Güldenbrandt, v. 45.

V.

Valentin 646. 726.
Valette, St. George La v. 530.
Vaschiede 310.
Venn 310.
Verschaffelt 295.
Verson, E. 113.
Verworn 5ff. 373. 646.
Vescovi, de 321.
Viehmeyer 628.
Vierordt 250. 311.
Virchow, H. 153.
Virchow, R. 314. 475.
Voeltzkow 399.
Vogt, Carl 21. 358. 389.
Vries, de 97ff. 129. 163. 200. 297. 417. 576. 655.

W.

Waagen 354.
Wagner 122.
Wakker 297.
Waldeyer 250. 530.
Walkhoff 319.
Wallace 359.
Wallenberg 438.
Walz 696.
Wasmann, Erich 353.
Wasmann S. J. 125. 320. 342. 394ff. 425ff. 596ff. 712ff.
Wassilieff 532.
Weber, M. 34.
Wegner, Rich. N. 355.
Weichhardt 62. 613.
Weigert 379. 477.
Weigner 313.
Weinberg 255. 312ff.
Weinland 620.
Weismann 93. 163ff. 203. 342. 655. 712.
Weltner 546.
Went 286. 295.
Werner, F. 41. 183. 683.
Wertheim 774.
Wessely 155.
Wettstein, v. 234. 387. 480.
Wheeler 625.
Whitney 88. 552.
Wickliff 21.
Wiegmann 21.
Wiedersheim 152.
Wille 695.
Williams 266.
Wilson 199. 498. 500. 708.
Winogradsky 66. 160.
Winter 668.
Wisard 774.
Wisselingh, van 302.
Witschi 498.
Wolfrum 155.
Woltereck 211. 708ff.
Wundt 342. 374.
Wyman 254. 478.

Y.

Yamanouchi 265.

Z.

Zeijlstra 129.
Ziegler 342. 374. 774.
Ziehen 316.
Zittel, v. 357. 389.
Zuckerkandl 253.
Zuntz 772.

Alphabetisches Sachregister.

A.

Abraxas 203. 758.
Acanthocystis aculeata 87.
Acarina 402.
Achillea Millefolium 264.
Actinia sulcata 539.
Acusticuskern 443.
Agave virginica 266.
Agrotis linea 175.
Akapnie 772.
Akaryomastigonten 328.
Alca impennis 387.
Allelomorph 757.
Allergie 478.
Allium fistulosum 263.
Alphitobius viator 402.
Amazonenameise 625.
Ameisenpflanzen 44.
Ameisenschutztheorie 44.
Amiurus nebulosus 43.
Anaphylaxie 479.
Andersonia leptura 42.
Anomma molesta 405.
Anomma Wilwerthi 406.
Antedoniden 365.
Anthemis tinctoria 264.
Aphaenogaster testaceopilosa spinosa 126.
Aphiden 757. 767.
Aphodiini 402.
Apogonia 402.
Araneina 402.
Arbeitsmethoden, biochemische 624.
Archaeoceti 387.
Arctia caja 203.
Argonauta 385.
Artemia salina 105.
Assmuthia inermis 402.
Assmuthia sponosissima 402.
Astasiaceae 673.
Atemeles emarginatus 430.
Atemeles paradoxus 430.
Arum 263.
Azotobacter 68.

B.

Bakterien, stickstoffbindende 65.
Bakteriologie 777.
Bastarde, doppeltreziproke 97.
Bastardierung 755.
Befruchtungsvorgänge 539.
Bergkrankheit 771 ff.
Biotypen 208.
Blastulation 348.
Blut, fermentative Eigenschaften des 608.
Bodo 646. 661.
Bodo globosus 664.
Bodo lacertae 329. 724.
Bodo saltans 662.
Bodotypus 727.
Bradypus 747.
Brehm's Tierleben 687.
Bryonopsis 485.
Bryopsis 479.

C.

Calendula officinalis 264.
Callimorpha dominula 175.
Calonympha Grassii 325.
Calotermes castaneus 321.
Calycanthus floridus 264.
Campanula rotundifolia 362.
Carebara vidua 400.
Carabidae 401.
Carcharius 741.
Cecropia Azteca 45.

Cereactis aurantiaca 538.
Cereatodus 741.
Cetorhinus maximus 42.
Chaetopisthes Assmuthi 402.
Chaetopisthes Heimi 402.
Chemorezeptionen 439.
Chenopodiaceae 279.
Chilomonas 653.
Chilomonas curvata 669.
Chilomonas paramaecium 669.
Chimären 741. 756.
Chlamydomonadaceae 696.
Chlamydomonadacea Braunii 727.
Chlamydomonas-Kulturen 689. 695.
Chlorophyceen 233. 695. 703. 727.
Chlorophyllbildung 449. 481.
Chromatophoren 771.
Chromosomen 164. 262; akzessorische 758.
Chromulina Rosanofii 666.
Chromulinaceae 666.
Chrysomonadentypus 727.
Chrysomonadina 666.
Cicindelidae 401.
Cladonemida 759.
Clavatella prolifera 759.
Clostridium 68. 727.
Clostridium spec. 693.
Clupea harengus 436.
Cobitis taenia 43.
Coccidium Schubergi 679.
Coenobita perlatus 706.
Coenobita rugosus 706.
Coenochilus 402.
Coleochaete 695. 703.
Coleochaete Nitellarum 705.
Coleoptera 401.
Collembola 402.
Collozoum 87.
Columbella 531.
Conus 537.
Condylus 743.
Convoluta roscoffensis 89.
Corythoderus gibbiger 402.
Cotylorhiza 88.
Crambessa mosaica 88.
Cremastochilini 402.
Crepis virens 264.
Cricetus auratus 204.
Cryptobranchus 741.
Cryptomonadina 668.
Cryptomonas brandti 87.
Cryptotermes 321.
Ctenolepisma 402.
Cucurbita 485.
Cyathomonas 669.
Cyathomonas truncata 671.
Cyclopterus lumpus 436.
Cyphoderella Wasmanni 402.
Cyphoderodes dubius 402.
Cyperus bulbosus 50.
Cyperus esculentus 50.
Cytacis minima 761.
Cytologische Argumente 299.

D.

Daphnia pulex 81.
Daphnia magna 81.
Daphniden 81. 708.
Dasypus 746.
Delphinidae 387.
Determinantenlehre 163.
Devescovina striata 322.
Differenzierung, geschlechtliche 545 ff.
Diffusion 519.
Dilina tiliae 175.
Dinosauria 387.
Diprotodon 363.
Diptera 402.
Discoxenus Assmuthi 401.
Discoxenus lepisma 401.
Discus articularis 742.
Distomatacae 665.
Dominanz 756.
Doppelgelenk 743.
Dorylophila Wasm. 401.
Doryloxenus termitophilus 401.
Doryloxenus transfuga 401.
Dottersack 437.
Draparnaldia 703. 727.
Drepana curvatula 176.
Drepana falcataria 176.
Drosera 263.
Drosophila 757. 758.

E.

Echidna 746.
Echinus microtuberculatus 106.
Ectocarpaceae 721.
Eingeweidenerven 440.
Elephas antiquus 360.
Elephas melitensis 360.
Ellritze 770.
Elster 337.
Endothermischer Prozess 187.
Enzyme und ihre Wirkung 185 ff. 214 ff.
Epicnaptera ilicifolia 175.
Equus caballus 25.
Equus Przewalski 24 ff.
Equus zebra 25.
Entelechielehre 114.
Entosiphon sulcatum 691.
Eolithen 357.
Epiphyse 415.
Ernährung der Algen 316.
Euborellia moesta Gené 124.
Eudorina 701.
Euglenaceae 649. 653.
Euglena deses 673.
Euglenentypus 727.
Eulateria dichotona 759 ff.

Eutermes ceylonicus 427.
Eutermes monoceros 411. 425.
Eutermes rubidus 427.
Euthria 531.
Exothermischer Prozess 187.
Experimentalzoologie 346.

F.

Facettenaugen der Crustaceen 144.
Fagus silvatica 362.
Farbensinn der Fische 767 ff.
Fettige Degeneration 53.
Fichtenkreuzschnabel 335.
Fischhaut, Pigment der 236 ff. 412 ff. 593 ff. 770.
Flagellaten 321. 650.
Formica fusca 430. 602.
Formica rufa 599.
Formica sanguinea 596.
Formica truncicola 597.
Formica rufibarbis 599. 635.
Formicoxenus tritidulus 602.
Fusca fusca 633.
Fusca glebaria 626 ff.
Fusca schaufussi 634.
Fusus 531.

G.

Galtonia 262 ff.
Gamomiten 262.
Gastrulation 348.
Geißelbewegung 645 ff.
Gel-Theorie 445. 446.
Geruchssinn 706.
Geschlechtsbestimmende Faktoren 580. 756. 757.
Geschlechtliche Vermehrung 758. 759 ff.
Gliawucherung 152.
Gloeothece rupestris 229.
Glykogen 472.
Gonium 695. 701.
Gonoblastie 759.
Gonochorismus 138. 545.
Graaf'sche Follikel 56.

H.

Halecium ophiodes 90 ff.
Haplochilus panchax 732.
Haussperling 333.
Heliotropismus 538.
Helix nemoralis 167.
Helix hortensis 167.
Hepaticeae 724.
Heterochromosomen 757.
Heteronema spirale 691.
Heteroptera 402.
Hieracium 756.
Hirngewicht 248 ff.
Humboldtia lauriflora 46.
Hybriden des *Bison americanus* 21 ff.
Hybriden des Hauspferdes 24.
Hybriden des *Bos taurus* 21 ff.
Hybridismus 417.
Hydatina senta 708.
Hydra attennuata 548.
Hydra dioecia 547.
Hydra fusca 138 ff. 545.
Hydra grisea 141. 546.
Hydra monoecia 546.
Hydra oligactis 547.
Hydra orientalis 552.
Hydra viridis 141. 548.
Hydra vulgaris 549.
Hydrolytische Spaltung 186.
Hydromedusen 759 ff.
Hygromipisie 605.
Hyperregeneration 477.
Hypophyse 415.

I.

Ichthyosaurus 361.
Immunitätsforschung 62. 605. 777.
Interradialkanäle 760.
Iridomyrmex Myrmecodiae 734.

J.

Joenia annectens 321.
Junktionstheorie 279.

K.

Karyomastigonten 328.
Kaugelenke 738.
Keimblattektoderm 759.
Keimplasmatheorie 166.
Keimzellen 759.
Kernmembran 289.
Kernteilung 257 ff.
Kilimandjaro 752.
Kleinhirn 434.
Kleinhirnhypertrophie 438.
Knöllchenbakterien 67. 79
Knospung 759.
Kopfhautnerven 440.
Kraussina 365.
Kultur und Gehirn 248. 309.

L.

Laryx europaea 484.
Lasius-Arten 601.
Lasius fuliginosus 406. 411.
Lepismatidae 402.
Lepisma zaccharina 402.
Leptinotarsa 172. 203.
Leptinotarsa undecimlineata 172.
Leptothorax acervorum 602.

Liliaceen 261.
Listera 263.
Lizzia Claparedi 761.
Lomechusa strumosa 596.
Lilium speciosum 263.
Lilium tigrinum 266.
Lophiolatilus chamaeleonticeps 390.
Lophomanus blattarum 329.
Loxolophadon 363.
Ludvigia 183.
Luffa 485.
Lyozoon atrophicans 476.

M.

Mammoreptilia 386.
Manis 746.
Marchantia polymorpha 724.
Margeliden 759.
Massaisteppen 752.
Matricaria Chamomilla 264.
Megerlea 365.
Melonthini 402.
Mendelismus 755.
Menopoma 741.
Mensch, sein Ursprung und seine Entwickelung 192.
Meristematische Zellen 294.
Meru 752.
Metabolismus der Kaninchencier 51 ff. 177 ff.
Microtermes globicola 396.
Mikroskopische Technik 63.
Mikrosomen 164.
Misgurnus fossilis 43.
Mnemetheorie 755.
Monadacae 651.
Monadentypus 727.
Monas 651.
Monas amoebina 658.
Monas obliqua 653.
Monomorium decamerum 400.
Mormyridenhirn 438.
Mormyrus cyprinoides 438.
Motus infundibiliformis 726.
Motus undulatus 726.
Motus uncinatus 726.
Motus vacillans 726.
Mus 746.
Mutation 754.
Myriapoda 402.
Myrmecodia tuberosa 734.
Myrmecophaga 726.
Myrmedonia Philonthus 401.
Myrmedonia sculpticollis 401.
Myrmedonia tridens 401.
Myrmekophile 633.
Myrmica laevinodis 602.
Myrmica lobicornis 604.
Myrmica ruginodis 602.
Myscacoceti 387.
Myxobolus Pfeifferi 680.

N.

Najas 261.
Nassa 531.
Nebelkrähe 335.
Neolamarckismus 686.
Nosema periplanetae 677.
Notommata-Gallen 479.
Notoscolax termiticola 401.

O.

Ochromonas 651.
Ochromonas mutabilis 667.
Odontoceti 387.
Oedem 575.
Oedogonium 727.
Oenothera biennis L. 97. 418.
Oenothera cruciata 421.
Oenothera Hookeri 421.
Oenothera Lamarckiana 106. 129. 283. 421.
Oenothera muricata L. 97. 418.
Oenothera nanella 129 ff.
Oenothera strigosa 421.
Okzipitalfleck 732.
Oligomyrmex taprobanae 400.
Organismus, höherer 1 ff. 33 ff.
Ornithorhynchus 747.
Orthis 365.
Orthogonius 401.
Orthogonius acutangelus 402.
Osmunda 263.
Ovogenese 760.

P.

Paedalgus Escherichi 400.
Palaemon 144.
Pallium 443.
Paludina 537.
Pandorina 695. 701. 723.
Pandorina morum 703.
Pandorina-Typus 728.
Pankreas 460. 515.
Panzerfische 386.
Parabasalapparat 321.
Parajoenia Grassii 324.
Paratilapia multicolor 183.
Parthenogenesis 758. 759.
Pathologie und Artbildung 475.
Pecten des Vogelauges 150.
Pennaria 766.
Peranema 646.
Peranema trichophorum 689.
Peranemaceae 673. 689.
Periplaneta orientalis 329. 677.

Perldrüsen 479.
Petaurus 746.
Pfropfbastarde 755.
Phaeophyceae 721.
Phascolomys 746.
Pheidole pallidula 604.
Pholis (Centronotus) 437.
Phosinus laevis 770.
Phototropismus des *Lasius niger* L. 222 ff.
Phoxinus laevis L. 239.
Phyllitis fascia 721.
Phylogenie der Algen 225.
Phylorhiza punctata 88.
Phylosamia cynthia 645.
Pigmentzellen 412.
Pigmentzellen der Fischhaut 236 ff. 412 ff. 593 ff. 770.
Pinealorgan 415.
Pinus 266.
Pithecanthropus erectus 318.
Pithecanthropus-Schichten auf Java 318.
Plagiolepis pygmaea 601. 604.
Planeten 751.
Plasmahaut 542.
Platystylea barbifer 402.
Pleistophora periplanetae 676.
Plesiosauria 387.
Podophyllum 265.
Polyergus rufescens 625 ff.
Polypeptide 609.
Polytoma 701.
Protomastigina 651.
Protopterus 741.
Pseudochirus 746.
Pseudochromiidae 390.
Protoplasmakolloide 576.
Pygaera curtula 176.
Pygaera pigra 176.
Pythonomorpha 387.

R.

Rabenkrähe 334.
Rathkea octopunctata 761.
Reaktion, paradoxe 478.
Reduktionsteilung 260.
Regeneration 349.
Rhinchonellina 365.
Rhytina Stelleri 387.
Ricardia africana 264.
Riechzentrum 443.
Rodophyten 227.
Rozites gongylophora 479.
Rufa pratensis 599.
Rhynchomonas 664.

S.

Samenkörper, eupyrene 531.
Samia acropia 645.
Saprolegnia 649.
Saturna pavonia 175.
Scarabaeidae 402.
Schädliche Insekten 320.
Schlafstellungen der Fische 41 ff. 183 ff.
Schmetterlingspuppen 643.
Sciurus vulgaris 204.
Sciurus v. arcticus 204.
Sciurus v. italicus 204.
Sciurus v. rufus 204.
Scytosiphon 721.
Scytosiphon lomentarius 722.
Seidenraupen 111.
Sekretionsarbeit 464.
Sekretionsvorgänge 459.
Seradiagnostik 605.
Simocephalus 710.
Simocephalus vetulus 81.
Siphoneen 479.
Siren lacertina 741.
Smerinthus austauti 176.
Smerinthus populi 176.
Smilacina amplixicaulis 303.
Solenopsis fugax 398.
Sorex 746.
Speichelsekretion 528.
Sperber 336.
Spermien 530.
Spermien, apyrene 534.
Sphenodon 415.
Spilosoma mendica 175.
Spilosoma rustica 175.
Spinacia oleracea L. 257.
Spindelbildung 292.
Spirillum undula 692. 727.
Spirillum volutans 693.
Squamosodentalgelenk 746.
Ssqualodontidae 387.
Staphilinidae 401.
Statik 436.
Stephanonympha Silvestrii 325.
Stoff- und Kraftwechsel der Kleinlebewesen 159.
Stoffwechsel der Pflanzen 61.
Sus scrofa 746.
Symbiose 85.
Symphilieinstinkt 395.
Synodontis batensoda 42.
Synodontis membranaceus 42.
Synodontis nigrita 42.
Synapsis 257 ff.

T.

Tanacetum 263.
Tapinoma pygmaea 601.
Tarbutten 593.
Temperatur 236.
Tenebrionidae 402.
Termes bellicosus 399.
Termes ceylonicus 396.
Termes fatalis König 400.

Termes malayanus 399.
Termes natalensis 396.
Termes obesus 396.
Termes obscuriceps 395. 428.
Termes Redemanni 395. 428.
Termes sansibarita 399.
Termitenleben 394. 425.
Termitodesmus ceylonicus 401.
Termitodesmus Escherichi 401.
Termitodiscus Heimi 401.
Termitophora velocipes 402.
Termitotrox permirus 402.
Termitoxenia Heimi 402.
Termitoxeniidae 402.
Tetraspora 695. 703.
Thalictrum purpurascens 264.
Thuja 266.
Thuja occidentalis 484.
Thyllenphänomen 479.
Thysanura 402.
Tonoplast 289.
Trachelomonas volvocina 675.
Tradescantia 262.
Trepomanos 665.
Trichomanus 329.
Trichomanus batrachorum 329.
Trichoplax adhaerens 760.
Trichosanthes 485. 486.
Trichosphaerium sieboldi 87. 91.
Tubularia 766.
Turbellaria 89.
Turmfalke 336.

U.

Ulothrix 703.
Ungeschlechtliche Vermehrung 758.
Universalzentrum 440.

V.

Vakuole 286.
Valgini 402.
Vallisneria 183.
Vanessa urticae 203.
Variabilität 754.
Vaucheria 649.
Vererbung 754ff.; V. und Artbildung 161ff. 193ff.
Vererbungslehre 543.
Vermetus 537.
Vespertilio 746.
Volvocaceae 649.

W.

Wanderfalke 336.
Wandertermite 411.
Wirbeltiergehirne 438.

X.

Xanthellen 85.

Y.

Yungia aurantiaca 766.

Z.

Zoëa-Larven 538.
Zweigeschlechtliche Generationen 758.
Zygnema 301.
Zygophyten 233.
Zygosomen 262.

MBL/WHOI LIBRARY
WH 18BR A

415